N° D'ORDRE : A.O. 8535

THÈSE

présentée à l'U.E.R. des Sciences de la Nature de l'Université de Nantes

pour obtenir

le grade de Docteur ès-Sciences Naturelles

par

Liliane SIMON

Maître Assistant à l'U.E.R. des Sciences de la Nature

L'*IMPATIENS BALSAMINA* L. CULTIVAR «BUISSON FLEURI»

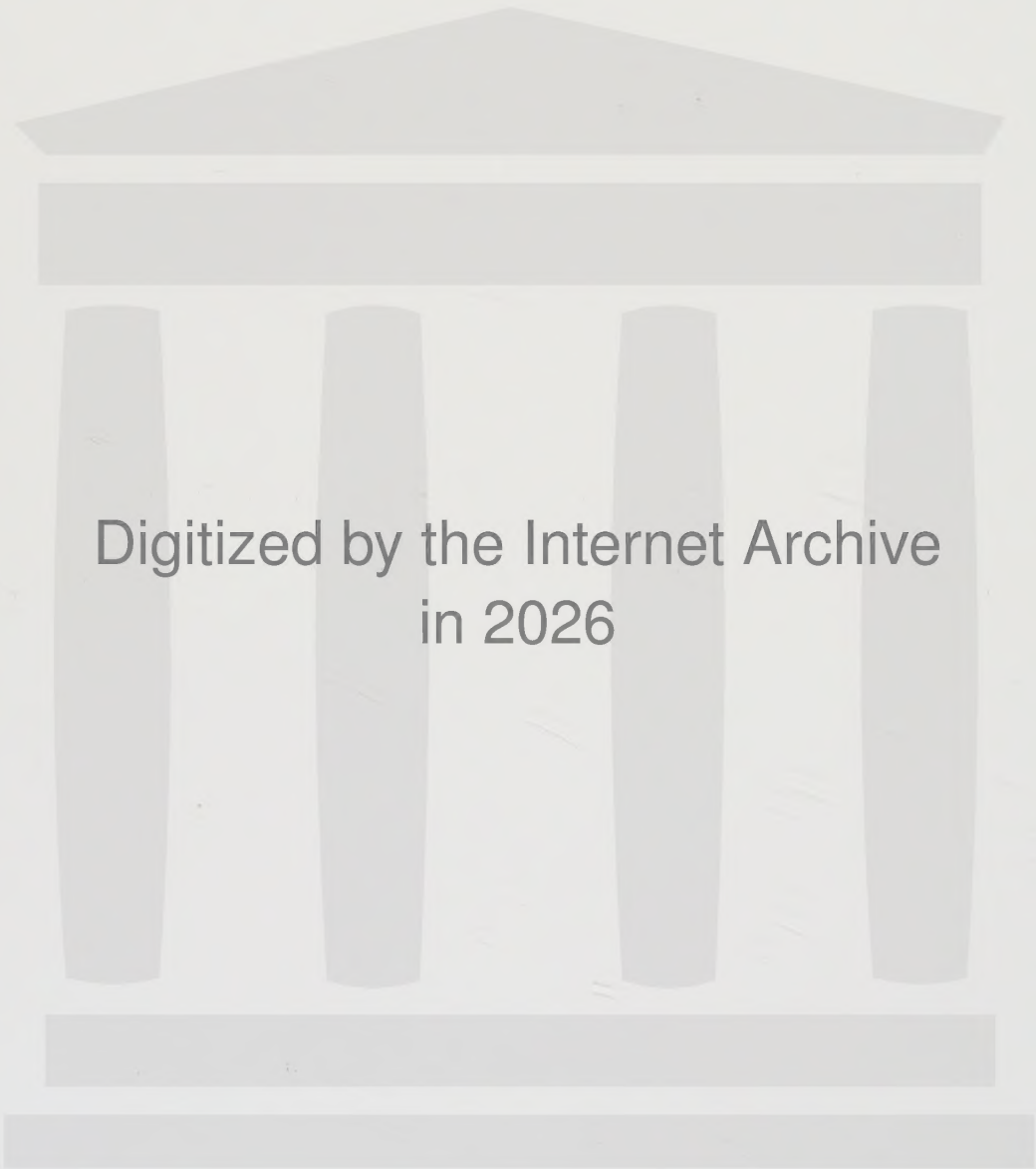
MORPHOGÉNÈSE ET ONTOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALES

Soutenue le 18 Juin 1973 devant la Commission d'Examen

M. P. CHOUARD, Président d'honneur

Melle G. DEBRAUX, Président

Mme D. NICOLAS-PRAT
Melle M. ASTIÉ } Examinateurs


Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555015_0005

N° D'ORDRE : A.O. 8535

THÈSE

présentée à l'U.E.R. des Sciences de la Nature de l'Université de Nantes

pour obtenir

le grade de Docteur ès-Sciences Naturelles

par

Liliane SIMON

Maître Assistant à l'U.E.R. des Sciences de la Nature

L'*IMPATIENS BALSAMINA* L. CULTIVAR «BUISSON FLEURI»

MORPHOGÉNÈSE ET ONTOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALES

Soutenue le 18 Juin 1973 devant la Commission d'Examen

M. P. CHOUARD, Président d'honneur

Melle G. DEBRAUX, Président

Mme D. NICOLAS-PRAT
Melle M. ASTIÉ } Examinateurs

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

UNIVERSITE DE NANTES

Président : M. KERNEIS Jean-Pierre, Professeur Titulaire

Vice-Président : M. PETRESCO Julian, Professeur Titulaire

Secrétaire Général : M. LERAY Auguste-René, Administrateur civil

Secrétaire Général Adjoint : Mme KEFELAS Yveline, Conseiller Administratif.

UNITES D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE

UNITES	DIRECTEURS	
Sciences Economiques	M. ALPHANDERY Edmond	Maître de Conférences
Sciences Juridiques	M. PRATS Yves	Maître de Conférences
Gestion des entreprises	M. LE GALL Erwan	Maître de Conférences
Médecine et Techniques Médicales	M. BARRIERE Henri	Professeur titulaire
Pharmacie et Sciences Pharmaceutiques	M. SPARFEL Louis	Maître de Conférences
Odontologie	M. ROMIEUX Adolphe	Professeur 2ème grade
Chimie	M. MARTIN Gérard	Professeur titulaire
Mathématiques	M. PETRESCO Julian	Professeur titulaire
Physique	M. AVIGNON Paul	Professeur titulaire
Sciences de la Nature	M. SAUDRAY Yves	Professeur sans chaire
Génie Industriel	M. OTTMANN François	Professeur sans chaire
I.U.T. NANTES	M. BOUCHY Charles	Professeur sans chaire
E.N.S.M.	M. VILAINE Jacques	Maître de Conférences
Français	M. LE FLAO Yves	Maître-Assistant
Géographie	M. GRAS Jacques	Professeur titulaire
Histoire	M. BOIS Paul	Professeur titulaire
Langues Anciennes	M. LABORDERIE Jean	Maître-Assistant, Chargé d'Enseignement
Langues Vivantes «A»	M. MAVROCORDATO Alexandre	Professeur titulaire
Langues Vivantes «B»	M. GRANGE Jacques	Maître-Assistant, Chargé d'Enseignement
Sciences Humaines	M. BLANC Eugène	Maître-Assistant
I.U.T. ST NAZAIRE	M. JURET Pierre	Maître-Assistant

U.E.R. DES SCIENCES DE LA NATURE

M. SAUDRAY Yves : Directeur de l'U.E.R., Professeur sans chaire

M. AMOURIQ Louis : Maître de Conférences

M. CAVET Pierre : Professeur titulaire

Mlle DEBRAUX Germaine : Professeur titulaire

M. DUPONT Pierre : Professeur sans chaire

M. FORESTIER François-Hubert : Maître de Conférences

M. GARRIGUES Raymond : Professeur titulaire à titre personnel

M. LEBRUN Daniel : Maître de Conférences

Mme LE DOUARIN Nicole : Professeur titulaire à titre personnel

M. LE DOUARIN Georges : Professeur titulaire à titre personnel

Mme NICOLAS-PRAT Danielle : Maître de Conférences

M. NICOLAS Adolphe : Maître de Conférences

M. OTTMANN François : Professeur sans chaire

M. SELLIER Robert : Professeur titulaire

A Mademoiselle le Professeur G. DEBRAUX

Aux miens

A ceux qui ont contribué à la réalisation de ce travail

" Un fait morphologique peut ouvrir un champ immense, car la forme est l'expression matérialisée de la vie, et toutes les lois biologiques se traduisent en elle ".

L. PLANTEFOL. La théorie des hélices foliaires multiples, Paris, Masson et Cie, 1948, p. 144.

INTRODUCTION

Notre travail s'intègre dans une série de recherches concernant les processus qui concourent à l'édification des verticilles reproducteurs des Angiospermes, entreprises par Mademoiselle le Professeur G. DEBRAUX et ses élèves au Laboratoire de Botanique générale de la Faculté des Sciences de Nantes ; il nous fut proposé d'apporter notre contribution à cette œuvre par l'étude morphologique d'une plante annuelle, ornementale, appartenant à la famille des Balsaminacées, l'Impatiens Balsamina L..

L'interprétation du plan floral des Balsaminacées a suscité une longue polémique parmi les botanistes des 18ème et 19ème siècles. La première explication satisfaisante date de 1830 : ROEPER (205) admet que le périanthe est constitué d'un calice fondamentalement pentamère (un sépale postérieur éperonné, deux sépales latéraux moyennement développés et deux sépales antérieurs petits, avortés chez l'Impatiens Balsamina) et d'une corolle pentamère. Le pétale antérieur, largement développé, fut interprété de différentes manières : JUSSIEU (135) le considérait comme formé de 2 pétales soudés mais KUNTH (141) le décrivit comme un sépale double. Les vues de ROEPER, controversées encore pendant de nombreuses années, ainsi qu'en témoigne la correspondance échangée avec AGARDH (1) furent cependant adoptées par RICHARD (203), JUSSIEU (136), HENFREY (127), VAN TIEGHEM (237), puis par la majorité des botanistes ; divers travaux de recherches effectués au cours des années 1845 à 1860 (ROEPER, 206 ; PAYER, 185 ; HOOKER et THOMSON, 131) établirent définitivement la validité de cette interprétation.

Le problème de la morphogénèse florale a retenu l'attention des botanistes depuis près de 2 siècles. Aux observations purement descriptives des auteurs anciens ont succédé des recherches concernant l'origine, la nature de la fleur. Les méthodes d'investigations classiques (morphologie, anatomie, phylogénie, ontogénie) sont maintenant complétées par les méthodes biochimique et physiologique ; cette dernière technique expérimentale s'est considérablement développée depuis la découverte de l'influence du photopériodisme par GARNER et ALLARD (100). CHOUARD (53), G. DEBRAUX et ses collaborateurs (72, 73) ont souligné, à diverses reprises, la valeur de cette technique. "On ne se contente plus de décrire une forme normale ou une monstruosité ; on en suit pas à pas tous les stades, toute la genèse, de sorte que Morphologie et Tératologie deviennent Morphogénèse et Tératogénèse. Et même cette description dynamique ne nous suffit plus, nous voulons en saisir les causes en intervenant par des modifications intentionnelles, de sorte que la Morphogénèse et la Tératogénèse deviennent "expérimentales" " (CHOUARD, 53). Les facteurs physiques ou chimiques, appliqués à des stades précis du développement permettent de mettre en évidence, par les morphoses qu'ils

provoquent, certains stades de la morphogénèse. Selon G. DEBRAUX et M. ASTIÉ (74) "l'intérêt de ces recherches réside dans la production de formes tératologiques, formes de transition qui s'établissent entre les pièces foliaires et les pièces reproductrices et révèlent souvent la présence de caractères latents dont le développement est normalement inhibé au cours de l'ontogénèse et qui sont susceptibles de réapparaître dans des conditions expérimentales bien déterminées".

L'obtention de morphoses permet donc d'étudier le comportement physiologique d'une plante, notamment durant la phase critique de l'organogénèse florale. Les phénomènes de proliférations florales, considérés par certains botanistes comme des manifestations exceptionnelles, peuvent être expérimentalement provoqués chez des espèces dont les exigences photopériodiques sont connues. Ils montrent l'instabilité de certaines étapes du développement floral dont l'étude nécessite une connaissance approfondie des méristèmes, sites de l'organogénèse.

Nos recherches ont porté sur un cultivar de Balsamine "Buisson fleuri Etna" qui présente d'intéressantes particularités morphologiques. En effet, à l'état adulte, l'appareil végétatif de cette plante diffère du type normal observé chez les Balsamines à fleurs simples : l'axe principal, de croissance déterminée, porte latéralement des fleurs zygomorphes solitaires ou groupées en inflorescences axillaires et se termine par une fleur double actinomorphe. Rappelons que chez le type normal l'axe principal est à croissance indéfinie. Par ailleurs, la présence de fleurs prolifères dont le pourcentage est plus élevé à la fin de la saison estivale, lorsque les jours deviennent courts, a constitué pour nous une curiosité d'intérêt majeur et nous a suggéré l'idée que ce cultivar pourrait bien être sensible à la photopériode et représenter de ce fait un matériel expérimental de tout premier ordre.

Notre Mémoire est divisé en cinq parties.

L'étude morphologique de l'appareil végétatif et des fleurs, suivie d'une étude ontogénétique et morphogénétique fait l'objet de la première partie.

La seconde partie est consacrée à une étude complète du gynécée (Morphologie, Histologie, Anatomie, Tératologie, Ontogénie) permettant d'interpréter la constitution de la paroi, ainsi que certaines proliférations florales existant spontanément à l'extrémité distale de la colonne placentaire.

Dans la troisième partie, nous avons entrepris une étude systématique des réactions photopériodiques de la plante en la cultivant sous diverses photopériodes : un nombre croissant de cycles photoinducteurs a permis de mettre en évidence différents stades de la morphogénèse florale. L'étude cytohistologique des méristèmes a été effectuée parallèlement au cours du traitement photopériodique.

Un examen ultrastructural du méristème apical a été effectué à différentes phases du développement végétatif et floral et lors du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur ; les résultats obtenus au cours de cette étude sont exposés dans la quatrième partie.

L'analyse des résultats et des conclusions générales constituent la cinquième partie.

Avant d'exposer l'ensemble de nos résultats, nous désirons exprimer notre reconnaissance à ceux qui ont contribué à la réalisation de notre travail.

Mademoiselle le Professeur G. DEBRAUX, dont nous avions suivi l'enseignement, lorsque nous étions élève de Licence, nous a accueillie avec la plus grande bienveillance dans son Laboratoire et nous a proposé un poste d'Assistant, ainsi que le sujet de ce Mémoire. Au cours des années de recherches qui ont suivi, elle n'a cessé de nous prodiguer conseils, critiques et suggestions, nous faisant ainsi bénéficier de sa longue expérience ; elle s'est imposée la tâche fastidieuse de relire notre manuscrit à diverses reprises, y apportant de multiples corrections. C'est pour nous un agréable devoir de lui adresser, aujourd'hui, l'expression de notre profonde gratitude et de notre très respectueuse reconnaissance.

C'est avec la plus grande générosité que Mademoiselle M. ASTIÉ a guidé nos premières expériences pédagogiques, à la Faculté des Sciences de Nantes, en 1962-63, nous transmettant ses connaissances dans ce domaine. Nommée, par la suite, Professeur à l'U E R des Sciences de la Nature d'Angers, elle a suivi avec la même sollicitude nos travaux, nous apportant à maintes occasions une aide et un réconfort précieux. Nous la prions de trouver ici le témoignage de notre respectueuse affection.

Malgré la multiplicité de ses activités, Monsieur le Professeur CHOUARD s'est intéressé aux résultats de nos recherches et nous a fait le grand honneur de participer à notre Jury de Thèse. Nous le prions de trouver ici l'expression de notre déférente et profonde gratitude qui s'accompagne du désir de profiter plus largement, dans l'avenir, de son immense érudition.

Madame D. NICOLAS-PRAT, Maître de Conférences à l'U E R des Sciences de la nature de Nantes a bien voulu accepter de faire partie de notre jury. Partageant notre passion pour les problèmes de Morphogénèse végétale, elle nous a toujours réservé le meilleur accueil, suscitant d'intéressantes et profitables discussions. Vers elle va notre affectueuse reconnaissance et nos sincères remerciements.

Nous adressons notre respectueux souvenir à Monsieur le Professeur GAVAUDAN, directeur de la Station de Biologie végétale de Poitiers, qui nous a initiée aux recherches d'Histologie et de Cytologie alors que nous préparions notre Thèse de 3ème cycle. Nous ne saurions oublier que nous lui devons notre intérêt profond pour la Biologie végétale et notre orientation dans ce domaine de recherches.

Nous remercions vivement Monsieur le Professeur DUPONT qui nous a aimablement autorisé l'accès et l'utilisation de son laboratoire - photos.

Nous n'oublions pas notre amie, Madame M. ROUGIER, Chargée de Recherches au C N R S, qui nous a initiée aux techniques les plus récentes de la Microscopie électronique et nous a permis d'accéder au Centre de Microscopie électronique appliqué à la Biologie de Lyon I. Nous la remercions vivement et nous lui renouvelons l'expression de notre amitié indéfectible.

L'efficace et amicale collaboration de Mademoiselle M. LECOCQ, Maître-Assistant à l'U E R des Sciences de la nature de Nantes, nous a encouragée à de nombreuses reprises ; nous lui exprimons notre affectueuse et profonde reconnaissance.

Mademoiselle R. ROBERTEAU et Monsieur HAMON, Agents techniques, nous ont aidée, au cours de nos expériences et durant la réalisation matérielle de notre mémoire, par leur dévouement inlassable. Nous les en remercions sincèrement, connaissant l'importance de leur participation désintéressée.

Madame T. HAMON, Biologiste-adjointe au C.N.R.S., nous a fait bénéficier de ses connaissances linguistiques au cours de la traduction de certains textes ; nous l'en remercions vivement.

Notre reconnaissance s'adresse également à Monsieur HAURAY, Agent technique, qui nous a aidée dans la confection de certaines photographies.

Nous adressons un amical souvenir à Mademoiselle C. COQUEN, Maître-assistant à l'U E R des Sciences de la nature d'Angers, et à Monsieur DAVID, Assistant ; nous n'oublions pas que ce dernier a pris soin de nos cultures lorsqu'il était encore étudiant à la Faculté des Sciences de Nantes.

Le texte de notre manuscrit a été imprimé à l'U E R des Sciences de la nature de Nantes grâce aux soins de Madame ROCHER, de Messieurs HOUGRON, BILLARD, DORLET et REDOR. Nous les en remercions très sincèrement.

HISTORIQUE

MORPHOLOGIE DESCRIPTIVE

LINNÉ (157) connaissait la réversion végétative du sommet de la fleur qu'il appelait "fleur prolifère frondipare" ; d'autres types d'anomalies florales furent décrits par MOQUIN-TANDON (170) et GODRON (107), notamment celles où l'axe de la fleur principale donne naissance à d'autres fleurs (fleurs prolifères floripares) ; sans entrer dans le détail des classifications tératologiques établies par ces auteurs et renvoyant à l'étude historique détaillée de la Tératologie végétale établie par M. ASTIÉ (4), nous soulignerons l'importance accordée par GODRON aux "proliférations florales endocarpiques", c'est-à-dire aux fleurs dont le gynécée renferme des organes floraux ou des fleurs surnuméraires que VUILLEMIN (243) a nommées "surfleurs". Cet auteur, qui distinguait les cas de proliférations végétatives des cas de proliférations florales endocarpiques, avait fait remarquer que "l'organisation reproductrice du pistil arrête d'habitude la croissance du réceptacle". Cependant, dans certains cas, l'axe floral se développe anormalement au-dessus du réceptacle et sa portion terminale constitue un "apicule" qui peut porter à son tour des appendices floraux supplémentaires ; on distingue ainsi, à l'intérieur de la fleur principale normale, des surfleurs apiculaires de premier ordre, deuxième ordre..., "qui dépendent de la même fleur et la surchargent sans constituer de nouvelles fleurs" (VUILLEMIN, 243).

Entre les années 1830 et 1920, les données bibliographiques de la Botanique abondent en descriptions purement morphologiques concernant de nombreux cas de proliférations végétatives ou florales ; nous ne retiendrons ici que celles qui présentent une analogie avec les proliférations que nous avons expérimentalement provoquées.

A/ Proliférations végétatives

SERINGE (221) et PRESTL (196) signalent, chez le Diplotaxis tenuifolia et le Sisymbrium officinale, la présence d'un axe feuillé situé dans le prolongement de l'axe floral et occupant l'emplacement du gynécée. CLOS (60) décrit quatre bourgeons foliacés dans la cavité ovarienne de Sisymbrium. Chez les Primulacées, BAILLON (14) puis MARCHAND (160) observent la prolifération végétative de la colonne placentaire.

WORSDELL (252) signale une variété de Muscari comosum où toutes les fleurs sont régulièrement remplacées par des rameaux simples ou composés axillés par des bractées normales.

Chez le Clematis cirrhosa, le Geum rivale et le Geum urbanum un axe feuillé situé au-delà des étamines est observé par VUILLEMIN (243) ; chez le Delphinium elatum, un axe semblable correspond à la foliarisation des carpelles.

B/ Proliférations florales endocarpiques

Dans la fleur de Cortusa Matthioli, DUCHARTRE (88) décrit la présence d'un gynécée d'apparence normale mais dont l'axe placentaire donne naissance, après sa portion ovulifère, à une fleur complète. Des boutons floraux surnuméraires intraovariens, nés à partir du sommet de l'axe floral, sont observés chez diverses Crucifères : Cardamine pratensis (CLOS, 60), Nasturtium amphibium, Brassica rapa (MASTERS, 164), Sinapis arvensis (MASTERS, 164 ; GODRON, 107).

De véritables petites fleurs en nombre variable ont été observées par DUCHARTRE (89), à l'intérieur des verticilles staminaux de 2 roses prolifères.

Chez le Papaver somniferum, l'Anagallis phoenicea et quelques Caryophyllacées, LANKESTER (144) et GODRON (107) signalent la présence de pièces foliaires ou florales à l'intérieur de la capsule. Chez l'Antirrhinum majus et le Polygonum Fagopyrum, la transformation du gynécée en calice (GODRON) réalise une surfleur au sens de VUILLEMIN.

Plus récemment, de nombreux cas de proliférations florales spontanées ont été observés puis décrits chez une Ombellifère (BÜNNING, 42), une Dipsacacée (GROSSIN, 113), deux variétés tétraploïdes de Trifolium repens L. et Trifolium hybridum L. (KAZIMIERSKI, 138), plusieurs Crucifères (DUPUY et GUYOT, 91).

De semblables anomalies florales sont produites par suite de castration parasitaire : virus chez Vinca rosea (GAVAUDAN et ses collaborateurs, 104), insectes chez quelques Légumineuses, Composées (MOLLIARD, 169), et Merremia angustifolia (MIEGE et NOZERAN, 165), champignon chez Euphorbia Esula (C. COQUEN et M. ASTIÉ, 65).

MORPHOLOGIE EXPERIMENTALE

L'expérimentation commence avec les travaux de KLEBS (139) qui obtient la réversion végétative de boutures d'inflorescences chez les Labiées, le Lysimachia thyrsiflora (Primulacées) et le Cochlearia officinalis (Crucifères).

La découverte du photopériodisme en 1920-23 par GARNER et ALLARD (100) n'a pas été d'un secours immédiat dans l'interprétation physiologique des phénomènes de proliférations et il a fallu attendre les travaux de BIDDULPH en 1935 (28) pour que soit établi un premier lien entre le développement d'inflorescences tératologiques, végétativisées, chez le Cosmos sulphureus, et les conditions photopériodiques dans lesquelles ont été cultivées les plantes. Par la suite, (1940 à 1955) de nombreux auteurs ont obtenu expérimentalement, chez diverses familles de plantes, la réversion de l'état inflorescentiel à l'état végétatif. Chez le Rudbeckia bicolor, plante de jour long, MURNEEK (171), après induction pho-

topériodique insuffisante, obtient des capitules perchés virescents ; les actions combinées du jour court et des hautes températures ont ultérieurement permis à HARDER et SPRINGORUM (124) de reproduire un type d'anomalie semblable chez cette même plante. D'autres réversions de l'état inflorescentiel vers l'état végétatif sont encore produites par GREULACH (112) chez le Cosmos bipinnatus, plante de jour court. Chez le Kalanchoë Blossfeldiana, HARDER (123) obtient, en conditions photopériodiques défavorables, de nombreux stades intermédiaires entre inflorescences normales dichasiales et inflorescences tératologiques dont les bractées phyllodiques axillent de véritables rameaux végétatifs. En 1950, CHOUARD (51) provoque, chez le Scabiosa ukranica, plante de jour long, la formation de "rosettes végétatives perchées" correspondant à des inflorescences composées dont les axes de deuxième ordre, insuffisamment induits, portent des rosettes de feuilles simples à la place des fleurs avortées ; chez le Bidens radiatus (plante nyctipériodique) et le Nigella damascena (plante héméropériodique), le même auteur signale, en 1951 (54), un cas de réversion d'inflorescences accompagnée d'une réduction des organes floraux. Par culture en jour court de 8 heures, PETIT (187), puis CHEUVART (50) ont provoqué la formation de fleurs hermaphrodites chez le Cannabis sativa, espèce dioïque ; la réversion végétative de fleurs hermaphrodites est possible, en cours de floraison, par simple transfert des plantes en jour de 16 heures. En 1957, CHOUARD (54) obtient la formation de fleurs prolifères chez l'Anagallis arvensis, par le jour court succédant au jour long photoinducteur ; les verticilles périanthaires ou reproducteurs sont suivis d'un rameau feuillé. Obtenant ainsi, par la voie expérimentale, de véritables réversions de l'état floral à l'état végétatif (rappelant les réversions spontanées observées par les botanistes anciens), CHOUARD ouvre une perspective nouvelle qui doit permettre "d'attaquer expérimentalement les problèmes de la différenciation et de la dédifférenciation florales, non plus seulement à l'occasion d'accidents tératologiques ou pharmacodynamiques, mais par des interventions physiologiques" ; des essais systématiques doivent permettre de vérifier si une plante devenue reproductrice, dans des conditions favorables à sa floraison, peut ultérieurement reprendre un fonctionnement végétatif lorsque des conditions défavorables à la floraison (dyspériodiques) lui sont à nouveau imposées.

La même année, G. DEBRAUX et GAVAUDAN (78) déterminent la production de fleurs anormales chez le Bryophyllum Daigremontianum par la rupture du rythme photopériodique normal ; ces auteurs insistent, à leur tour, sur l'intérêt de la technique expérimentale qui permet d'intervenir sur "l'équilibre des mécanismes régulateurs de la morphogénèse". Confirmant ces opinions, RABÉCHAULT (cité par CHOUARD (55))* obtient expérimentalement, chez le Chrysanthemum hortorum, l'organisation de fleurons où l'ovaire est remplacé par une tige feuillée.

G. DEBRAUX et ses élèves, par la suite, ont décrit de nombreuses morphoses tératologiques et des virescences florales induites chez diverses Angiospermes sous l'influence de perturbations du rythme photopériodique : le Bergenia cordifolia (M. ASTIÉ, C. COQUEN, G. DEBRAUX, M. LECOCQ, 8), l'Impatiens Balsamina (G. DEBRAUX et L. SIMON, 80), le Begonia tuberhybrida, le Primula obconica et le Cleome spinosa (M. LECOCQ, 154 ; G. DEBRAUX, M. ASTIÉ, L. SIMON, M. LECOCQ, 74 ; M. ASTIÉ, 7).

---

* Le travail de cet auteur a été publié ultérieurement (199).

Remarquons ici, comme l'a déjà souligné WITSCH (251) que l'action d'agents divers (substances chimiques, rayons ionisants) conduit aussi à l'obtention expérimentale de phyllodies et de virescences ; certaines ont été décrites chez le Tropaeolum majus (G. DEBRAUX et GAVAUDAN, 77 ; M. ASTIÉ, 5), le Dipsacus silvestris et le Zinnia elegans (GROSSIN, 113, 114), l'Euphorbia cyparissias (G. DEBRAUX et M. ASTIÉ, 71 ; M. ASTIÉ, 4 ; C. COQUEN, 64, 65), l'Ipomea (SANKLA, 212).

ONTOGÉNÈSE

Les travaux de PLANTEFOL (192, 193) concernant les mécanismes qui régissent le fonctionnement méristématique végétatif et floral donnent une impulsion nouvelle aux recherches ontogéniques ; BUVAT (45), BERSILLON (22), A. LANCE (145), R. PHELOUZAT (188) décrivent de nombreuses structures méristématiques, caulinaires, inflorescentielles et florales. Les travaux de physiologie expérimentale, cités dans le paragraphe précédent, constituent un nouveau pôle d'intérêt pour certains histologistes qui s'attachent à l'étude des méristèmes plastiques, c'est-à-dire dont le fonctionnement peut, spontanément ou expérimentalement, échapper aux lois qui régissent l'organogénèse reproductrice, provoquant ainsi des accidents tératologiques.

Dès 1958, CODACCIONI (61) signale l'apparition spontanée de bourgeons végétatifs à l'extrémité des châtons mâles du Castanea sativa ; l'étude ontogénétique réalisée par l'auteur montre que ces bourgeons sont bien des productions de l'apex inflorescentiel lui-même et non pas d'un méristème axillaire. J. DIOMAIUTO-BONNAND (82), sur des pieds du Nicotiana glutinosa L. cultivés en serre, observe la réversion végétative totale ou partielle des cymes terminales édifiées par l'activité d'un méristème de flanc, continuation de l'anneau initial végétatif (J. BONNAND, 32). Chez Alyssum maritimum, plante de jour long, A. NOUGARÈDE et RONDET (181) observent différentes réversions inflorescentielles présentées par des individus placés en lumière hivernale de faible intensité. Par une observation des méristèmes, ces auteurs distinguent deux types de réversions ; dans le premier type, la réversion primaire et partielle correspondrait, comme dans le cas de l'Alyssum maritimum, au remplacement anticipé d'une feuille par une fleur sur un secteur méristématique évoluant vers un stade reproducteur mais encore en période de transition ; "si les fleurs sont situées sur le trajet des hélices foliaires, les feuilles ne sont jamais placées sur le trajet des hélices florales. Autrement dit, un méristème reproducteur défini par des caractères histologiques précis et par un fonctionnement définitivement acquis, ne reprend pas une structure végétative" ; dans le second type, la réversion secondaire et totale correspond à "une croissance végétative nouvelle (qui) s'installe sur un méristème floral déjà initié" (Anagallis arvensis, Chrysanthemum hortorum). Nous reviendrons dans un autre chapitre sur la terminologie adoptée par ces auteurs et nous verrons que leur opinion apparaît maintenant plus nuancée, puisqu'ils admettent qu'un méristème déjà reproducteur peut redevenir végétatif : "les reprises de croissance végétative, après le déclenchement de la phase reproductrice, témoignent de la très grande plasticité des cellules méristématiques primaires, susceptibles de transformer leur fonctionnement et leur devenir, sous l'influence de substances émises par les feuilles" (A. NOUGARÈDE, 178).

Chez les Labiées, les réversions de l'état inflorescentiel à l'état végétatif semblent faciles à obtenir : chez le Salvia splendens (plante de jour long) elles nécessitent le transfert du jour long en jour court durant la période où apparaissent les premiers boutons floraux (GASPAR,101). De même, chez le Salvia glutinosa (plante de jour court) le développement végétatif s'accomplit consécutivement au passage de l'eupériode à la dyspériode (CHOUARD et PAWLOWSKI, 58). Chez le Perilla nankinensis, BRONCHART et ses collaborateurs (cité par BERNIER, 20) observent que l'apex inflorescentiel "réversé" possède une structure qui n'est ni végétative, ni florale mais d'un type intermédiaire préfloral ; un stade méristématique particulier semble aussi conditionner la réversion de l'état inflorescentiel à l'état végétatif chez l'Hyoscyamus niger (Scrofulariacées) (SEIDLOVA et JURAKOVA, 219).

A la suite de traitements photopériodiques complexes du Sinapis alba ARNAL, (3) a obtenu une véritable réversion du méristème terminal (de l'état inflorescentiel vers l'état végétatif) ; selon cet auteur, la réversion qui peut se produire lorsque le méristème a fourni une vingtaine de fleurs n'est pas liée, comme le suggérait BERNIER (21), à un stade intermédiaire préinflorescentiel.

Chez l'Anagallis arvensis, dont le caractère prolifère est connu, J. BRULFERT (37, 38) a montré qu'une seule photopériode inductrice de 22 heures suivie d'un retour en jour court, déclenche la formation de fleurs prolifères ; les cellules méristématiques organogènes, possédant au moment du transfert en jour long un équilibre entre les potentialités florales et végétatives, permettent l'expression de l'une ou de l'autre de ces potentialités suivant l'influence prédominante de facteurs internes ou externes.

Certains auteurs (BROOKS, 36, LANG, 153 , BERNIER, 20) considèrent les cas de réversions comme des manifestations exceptionnelles, le caractère inflorescentiel ou floral, une fois atteint par le méristème, demeurant permanent. LANG précise à ce sujet : "vegetative growth and reproductive development in seed plants are thus in a certain sense mutually exclusive" ; pour cet auteur, le contrôle photopériodique de l'initiation florale présente un caractère déterminant "The daylength conditions which promote flower initiation need not be present until the actual initiation of floral primordia but only for a certain, minimal period of time ; after this, flowers are initiated even if the plant has been returned to a photoperiod which, if acting continously, would not have allowed any flower initiation".

Cependant, les données bibliographiques montrent que les réversions de l'état inflorescentiel à l'état végétatif peuvent être obtenues expérimentalement, avec facilité chez un petit groupe de familles : Crucifères, Crassulacées, Labiées, Composées, Euphorbiacées ; quelques cas isolés ont été décrits parmi les Scrofulariacées, Bégoniacées, Solanacées, Rosacées, Fagacées, Capparidacées.

De nombreux cas de réversions spontanées de l'état floral vers l'état végétatif ont été signalés et la méthode expérimentale a déjà permis d'en provoquer quelques exemples, comme nous l'avons vu, parmi les Primulacées, Tropaeolacées, Crucifères, Bégoniacées, Composées, Euphorbiacées. Il apparaît probable que des techniques appropriées permettront d'accroître expérimentalement le nombre, encore réduit, de ces cas.

PLANCHE I

Fig. 1.– Tige fleurie de l'Impatiens Balsamina "Buisson fleuri", cultivée en conditions naturelles.

FT, Fleur terminale ; FL, fleurs latérales.

Fig. 2.– Extrémités de tiges appartenant à des plantes soumises à différentes photopériodes inductrices.

a.– Trois cycles photoinducteurs, les pièces foliacées ne sont plus insérées de façon alterne mais selon des pseudo-verticilles ; le détail de ce stade est donné par la figure 4.

b.– Quatre cycles photoinducteurs, certaines pièces insérées sur les premiers verticilles foliaires expérimentalement induits présentent une légère pétalisation marginale (flèche) ; au-dessus de ces pièces et sous le bourgeon apical, l'extrémité de la tige montre la succession de plusieurs verticilles superposés de pièces entièrement chlorophylliennes.

c, d.– Six cycles photoinducteurs, les pièces qui appartiennent aux premiers verticilles expérimentalement induits ont une morphologie très modifiée ; gaufrées et réduites (c, tige vue par la région inférieure), elles présentent une pétalisation de plus en plus apparente (d, vue apicale de la tige).

e.– Huit cycles photoinducteurs, l'axe principal contracté porte de véritables pétales suivis de feuilles pétalisées.

f.– Dix cycles photoinducteurs, 3 verticilles de pétales sont surmontés de pièces pétaloïdes et d'une prolifération centrale végétative.

g.– Quatorze cycles photoinducteurs, quelques pièces staminales précèdent un apex végétatif.

Fig. 3.– Fleur latérale virescente après la corolle. Plante ayant reçu 6 cycles photoinducteurs.

Fig. 4.– Détail de la figure 2a : extrémité de tige d'une plante ayant reçu 3 cycles photoinducteurs. L'absence de croissance intercalaire des entrenœuds séparant les pièces foliacées provoque leur disposition pseudo-verticillée (flèches).

Fig. 5.– Séries de pièces obtenues à partir de fleurs terminales prolifères, virescentes à différents niveaux des cycles périanthaires et reproducteurs, montrant le passage progressif de l'état floral à l'état végétatif.

f, Feuille ; ft, pièce de transition entre feuille de feuillage et pièces périanthaires ; s, sépale ; p, pétale ; e, étamine ; st, staminode ; g, gynécée ; gp, gynécée prolifère (la prolifération végétative contractée à l'intérieur du gynécée est peu apparente).

Fig. 6.– Prolifération inflorescentielle, PI, à l'intérieur du gynécée d'une fleur terminale.

PO, paroi ovarienne.

PLANCHE I

FT
FL
3 cm
1

a
b
c
d
e
f
g
2
6 cm

3
1 cm

4
2 cm

f
ft
s
p
3,5 cm
st
e
st
g
gp
5

PI
PO
2 cm
6

MATERIEL ET TECHNIQUES

MATERIEL

Les premières observations morphologiques ont été effectuées, comparativement, chez des plantes issues de graines sélectionnées par les établissements VILMORIN (cultivar "Buisson fleuri Etna") et de graines de Balsamines à fleurs simples sélectionnées par nos soins. Le cultivar "Buisson fleuri" diffère, en effet, du type normal à fleurs simples par d'intéressants caractères morphologiques de l'appareil végétatif et des fleurs sur lesquels nous avons attiré l'attention page 8 .

Nous avons réalisé la sélection des graines de Balsamines à fleurs simples par culture de 2 générations successives de formes horticulturales comportant, en mélange, des plantes à fleurs simples et semi-doubles ; les graines des fleurs simples, récoltées sur la première génération, ont été à l'origine d'une deuxième génération dont les semences ont été retenues pour nos recherches.

Les semis ont été effectués sous chassis en avril-début mai ; les plantes repiquées en pleine terre début juin fleurissaient de juillet aux premiers froids.

TECHNIQUES EXPERIMENTALES

A partir de 1965, l'organisation au Laboratoire de Botanique générale d'une série de serres différemment éclairées nous a permis de cultiver notre matériel dans des conditions rigoureuses ; nous avons expérimenté en serres chaudes (25° à 28° le jour, 18° à 20° la nuit, éclairées par la lumière naturelle ou par des tubes fluorescents PHILIPS, type TLMF 140 RS dont le flux lumineux de 7800 lumens fournissait un éclairement de 6000 à 7000 Lux au niveau des jeunes feuilles. Les plantes étaient exposées dès le semis à diverses conditions expérimentales ; le repiquage avait lieu 8 à 10 jours après la germination dans un compost constitué de 1/3 de terreau végétal, 1/3 de terre de jardin et 1/3 de sable.

Nous avons pratiqué 2 types de culture : a) éclairement naturel, b) éclairement artificiel ; dans ce dernier cas nous avons utilisé 3 sortes de traitements photopériodiques

- jour court (héméropériode de 8 ou 10 heures, nyctipériode de 16 ou 14 h.)
- jour long (héméropériode de 16 h., nyctipériode de 8 h.)
- éclairement de longue durée (18 ou 24 h.).

La durée des photopériodes était automatiquement réglée par des horloges électriques "Flash". L'alternance et la combinaison de divers traitements photopériodiques ont aussi été utilisées, nous en préciserons ultérieurement les détails, au cours de l'exposé de nos recherches.

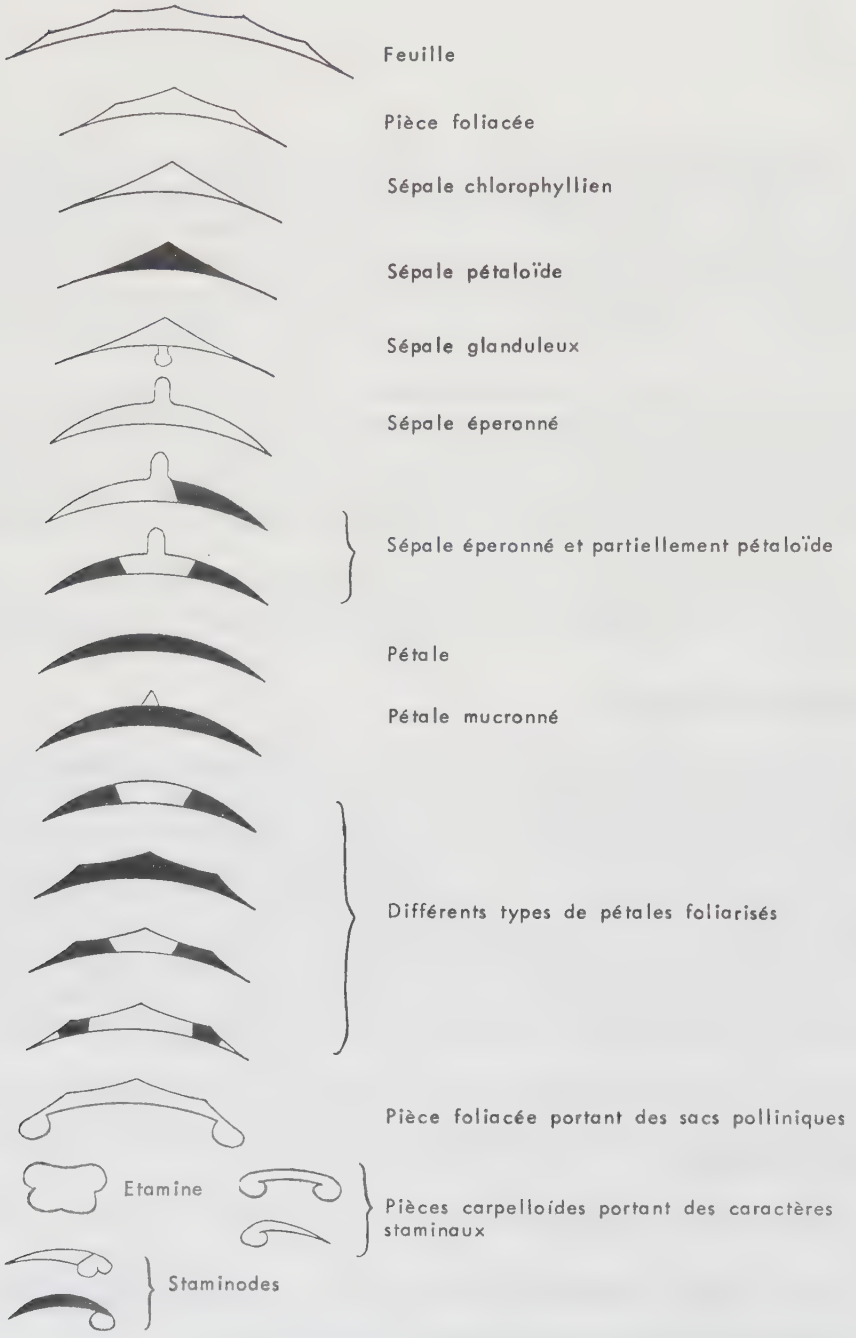


Fig. 1.- Signes conventionnels adoptés dans les diagrammes floraux.

TECHNIQUES MORPHOLOGIQUES

Les dissections florales pratiquées sous le stéréomicroscope ZEISS ont permis l'établissement de diagrammes conventionnels ; la plupart ont été achevés après examen microscopique des apex ayant fait l'objet de préparations histologiques.

Les schémas phyllotaxiques ont été réalisés selon deux méthodes :

a) développement des tiges ou des fleurs sur un plan suivant 2 génératrices en tenant compte de la largeur des insertions des pièces et de la longueur des entrenœuds,

b) examen des coupes histologiques sériées pratiquées dans les bourgeons végétatifs et floraux.

TECHNIQUES HISTOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES

1. TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Les méthodes classiques ont été employées : fixation par le liquide de BOUIN-HOLLANDE, déshydratation, imprégnation au toluène et inclusion à la paraffine ; les coupes de 7 à 10 µ d'épaisseur ont été réalisées à l'aide d'un microtome REICHERT. La coloration safranine-vert lumière a été le plus souvent employée ; dans certains cas et notamment dans l'étude ontogénique du gynécée, nous avons utilisé la coloration safranine-bleu d'aniline-hématoxyline selon la méthode préconisée par POPHAM et ses collaborateurs (195).

2. TECHNIQUES CYTOLOGIQUES

a) Microscopie photonique

Les apex végétatifs et floraux ont été fixés par les fixateurs de BOUIN-HOLLANDE pour les études nucléaire et cytoplasmique, les mélanges alcool-formol-acide acétique (SERRA, A.F.A.) pour la localisation des acides nucléiques. Les fixations mitochondriales ont été effectuées par le fixateur de REGAUD et la glutaraldéhyde tamponnée à 3 % selon la technique de FEDER et O'BRIEN (98).

Après déshydratation, inclusion à la paraffine, les méristèmes apicaux ont été coupés à une épaisseur de 4 à 6 µ.

La coloration classique à l'hématoxyline ferrique de REGAUD, précédée d'un mordançage à l'alun de fer et d'ammonium, a été employée dans les études de répartition mitotique. La coloration de BRACHET accompagnée d'un test à la ribonucléase a été utilisée pour la mise en évidence des acides ribonucléiques ; la recherche des A.D.N. a été effectuée par la coloration de FEULGEN.

Quelques colorations spécifiques ont été pratiquées pour la recherche des composés phénoliques, de l'amidon, des lipides et des plastes.

La répartition mitotique a été étudiée sur des schémas de coupes histologiques de méristèmes, exécutés à l'aide du microscope WILD 11 équipé d'un tube à dessiner.

b) Microscopie électronique

Les méristèmes apicaux ont été disséqués sous la loupe binoculaire et débarrassés des plus jeunes feuilles, 1 ou 2 primordiums foliaires étaient seulement conservés.

Fixation.– La technique de double fixation au glutaraldéhyde postosmié, selon SABATINI et ses collaborateurs (207) a été utilisée ; immédiatement après dissection, les échantillons ont été immergés à 4° C, dans une solution de glutaraldéhyde à 3 % tamponnée à pH 7,2 (tampon phosphate de SORENSENS à 0,1 M) pendant 90 minutes. Un lavage prolongé de 12 heures, au froid, a été réalisé dans le tampon renouvelé en plusieurs bains. Une post-fixation d'une heure, à 4° C, par du tétroxyde d'osmium à 2 % en solution dans le tampon a été suivie d'un rinçage rapide (2 bains de 15 à 30 minutes).

Déshydratation.– Obtenue progressivement par une série de bains d'éthanols de degrés alcooliques croissants (20 ^{c} à 100 ^{c}), elle était suivie de 2 bains d'acétone ou d'oxyde de propylène de 30 minutes chacun, en vue de préparer l'imprégnation des méristèmes par les résines d'inclusion.

Inclusion.– Elle a été pratiquée dans le mélange Epon-Araldite (formule I de MOLLENHAUER, 168). L'imprégnation progressive des pièces par le milieu d'inclusion a été effectuée en les laissant séjourner de 1 à 2 heures dans trois séries de mélanges de teneur croissante en Epon-Araldite :

a) 2/3 acétone (ou oxyde de propylène) – 1/3 mélange d'inclusion
b) 1/2 " " – 1/2 "
c) 1/3 " " – 2/3 "

Les pièces ont été ensuite conservées un minimum de 12 heures, au froid, dans le mélange d'inclusion contenant un accélérateur (DMP 30).

L'inclusion des pièces a été réalisée dans des gélules au fond desquelles chaque dôme apical était orienté. La polymérisation s'effectuait durant plusieurs jours en étuve à 60° C.

Coupes, coloration et observation.– Les coupes, confectionnées à l'ultramicrotome REICHERT OM U 2, recueillies sur grilles de cuivre recouvertes d'une membrane de formvar ou de collodion-carbone, ont été contrastées à l'acétate d'uranyle en solution saturée dans l'alcool méthylique puis au citrate de plomb, selon le procédé de REYNOLDS (202).

Les préparations ont été observées au microscope PHILIPS EM 300 du Centre de Microscopie électronique appliquée à la Biologie de l'Université de LYON I.

mmmmm

PREMIERE PARTIE

ETUDE MORPHOLOGIQUE ET ONTOGENIQUE

DE L'*IMPATIENS BALSAMINA L.*, CULTIVAR «BUISSON FLEURI»

CHAPITRE I

POSITION SYSTEMATIQUE

En 1875, EICHLER (94) fait entrer la famille des Balsaminacées dans la série des Eucyclicées et l'Ordre des GRUINALES renfermant quatre autres familles (Géraniacées, Tropaeolacées, Limnanthacées, Oxalidacées), toutes caractérisées par la pentamérie fondamentale du plan floral et l'obdiplostémonie devenue, dans le cas précis des Balsaminacées, une isostémonie par absence d'un verticille. Cette position systématique est adoptée par BESSEY (26) qui élargit l'Ordre des GERANIALES - GRUINALES en y adjoignant onze autres familles parmi lesquelles les Linacées, Rutacées, Euphorbiacées, Polygalacées. Une trentaine d'années plus tard, l'Ordre de nouveau remanié est restreint par HALLIER (122) aux seules Zygophyllacées, Balsaminacées, Géraniacées, Oxalidacées.

Dans le système de BENTHAM et HOOKER (16) et dans celui de BAILLON (15), les Balsaminacées constituent une simple tribu de la vaste famille des Géraniacées qui englobe toutes les familles groupées par EICHLER (94) dans l'Ordre des GRUINALES.

La position taxinomique des Balsaminacées apparaît différente dans le système de ENGLER et PRANTL : proches des Sapindacées, Mélianthacées, Vitacées, Rhamnacées, ces plantes ont été placées par WARBURG et REICHE (244) parmi les SAPINDALES, Ordre différant par les ovules de celui des GERANIALES. Ce point de vue semble avoir été généralement admis par l'école des Systématiciens allemands (ENGLER et DIELS, 97) qui a démantelé l'Ordre vaste des SAPINDALES en onze sous-Ordres et vingt-trois familles, les Balsaminacées constituant à elles seules un sous-Ordre.

WETTSTEIN (250) et HUTCHINSON (132) considèrent que les Balsaminacées sont des GERANIALES-GRUINALES mais la composition de cet Ordre varie selon l'un ou l'autre de ces auteurs.

Adoptant un système phylogénique nouveau, EMBERGER (96) relie les Balsaminacées de façon incertaine à l'Ordre des TEREBINTHALES, en considérant la nature des ovules, les réactions sérologiques et l'embryologie.

La position taxinomique des Balsaminacées, très controversée, ne semble pas encore établie de façon tout à fait satisfaisante. HUYNH (133), qui a mis en

évidence les particularités cytologiques, anatomiques et embryologiques de la famille, propose, comme PULLE (197) l'avait déjà préconisé en 1937, de considérer les Balsaminacées non plus comme une famille, mais comme un Ordre.

Les Balsaminacées groupent plus de 600 espèces réparties en 2 genres, Impatiens et Hydrocera.

L'Impatiens Balsamina L., plante ornementale annuelle, originaire de Malaisie et des régions tropicales et subtropicales de l'Inde et de la Chine, a été introduite en Europe en 1540.

,,,,,,,,,

CHAPITRE II

ETUDE MORPHOLOGIQUE

1. APPAREIL VEGETATIF

L'axe principal à croissance déterminée porte une douzaine de feuilles en disposition alterne, insérées suivant 2 hélices foliaires (PL. I, 1) à enroulement dextrorse ou sinistrorse (les 2 premières feuilles épicotylées et parfois les 2 feuilles suivantes sont opposées).

Les feuilles entières, à limbe acuminé, denté, portent dans la région basale atténuée deux ou trois glandes marginales, courbées vers la face abaxiale (fig. 2 A). Le limbe est innervé par 3 traces vasculaires : l'une, médiane, à ramification pennée, s'épanouit dans la majeure partie de la lame (les ultimes ramifications pénètrent chacune dans une indentation), les 2 autres, marginales, fines et peu développées, irriguent les glandes et les 4 ou 5 dents basales. Les 5 premières feuilles épicotylées axillent de petits rameaux secondaires ou tiges d'enrichissement, à développement tardif ; les 2 ou 3 suivantes, des petites grappes secondaires, pauciflores, contractées (fig. 3A, I), les feuilles d'ordre 8 (ou 9) à 10 axillent des fleurs latérales, solitaires, zygomorphes dont le pédoncule est adné à l'axe principal (fig. 4A) ; les 2 dernières feuilles précédant la fleur terminale tératologique ont des aisselles vides.

Ainsi, l'axe florifère simule une inflorescence racémeuse. La floraison (2 mois et demi à 3 mois après le semis) s'opère le plus souvent en direction basipète ; sur les rameaux secondaires elle est un peu plus tardive et s'opère aussi, bien que plus rarement, en direction acropète. L'allongement particulier des rameaux latéraux, qui atteignent le niveau de la fleur terminale, communique à la plante l'aspect buissonnant caractéristique qui lui a valu son nom de cultivar "Buisson fleuri".

2. FLEURS ET INFLORESCENCES

Le plan d'organisation florale varie suivant la position des fleurs sur l'axe principal ; nous en analyserons quelques types en commençant par le plus simple, celui des fleurs qui appartiennent aux grappes secondaires contractées axillées par les feuilles d'ordre 6 à 8 (fig. 3A, I).

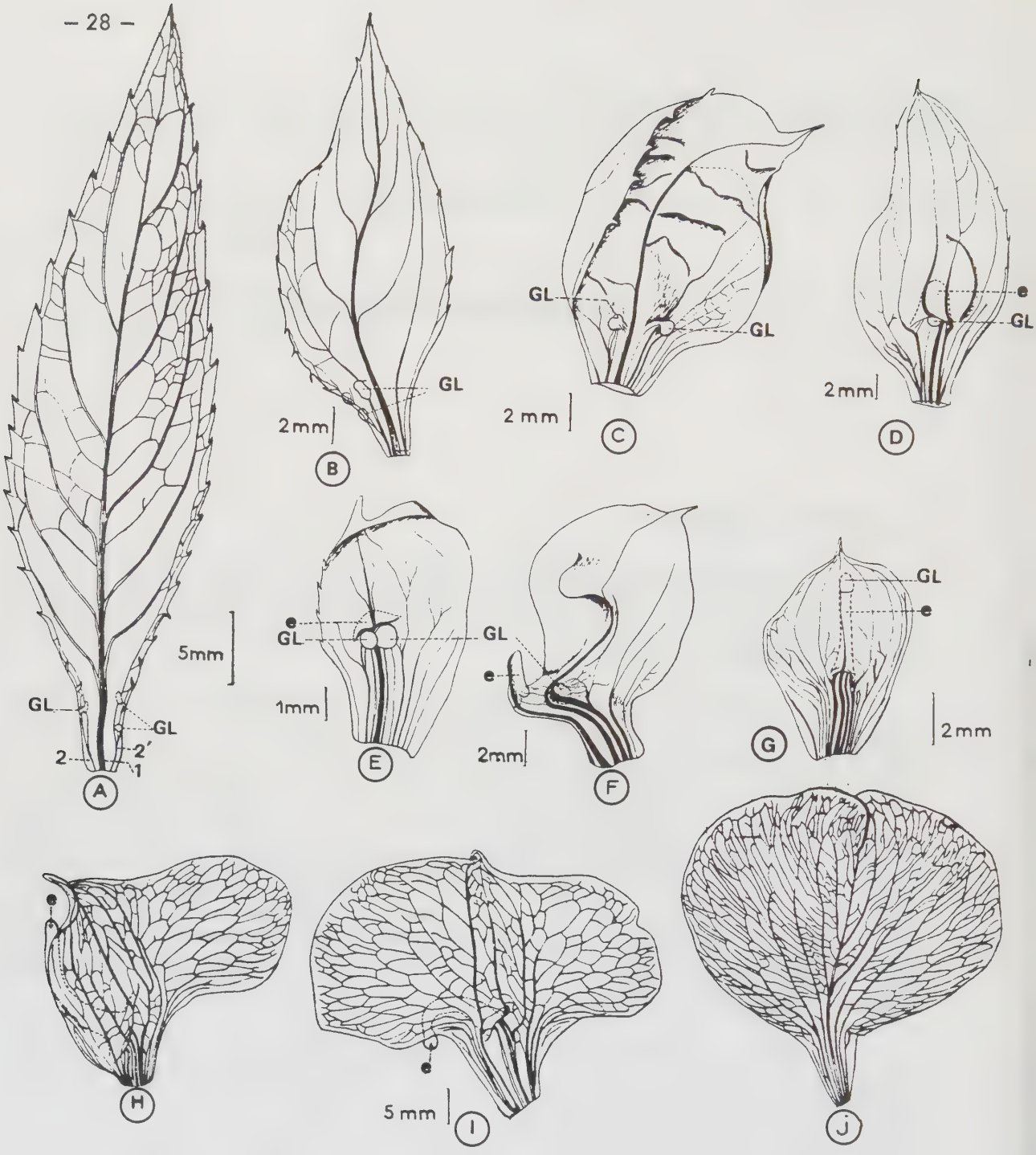


Fig. 2.– Série de formes de transition entre feuille végétative et pièces périanthaires. A, Feuille végétative normale ; B à E, pièces de transition entre feuille et sépale ; F à G, sépale normal ; H, I, pièces de transition entre sépale et pétale ; J, pétale.

GL, Glande nectarifère ; e, éperon ; 1, nervure médiane ; 2 et 2', nervures marginales.

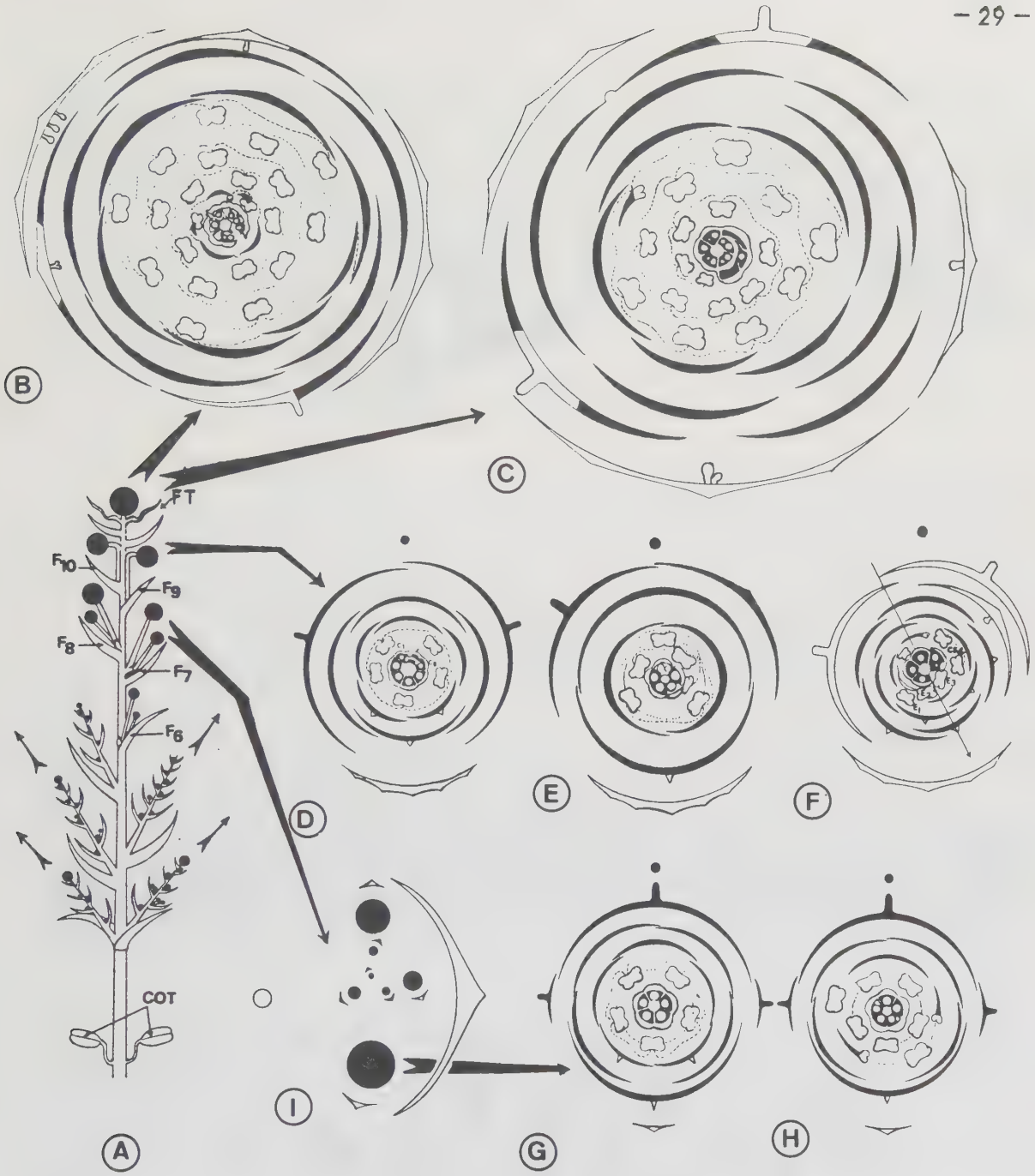


Fig. 3.– Tige fleurie et types floraux observés chez l'Impatiens Balsamina, cult. "Buisson fleuri", cultivée en conditions naturelles.

A, Schéma de la plante normale ; B, C, diagrammes de fleurs terminales ; D, E, F, diagrammes de fleurs latérales ; I, schéma de l'inflorescence axillaire ; G, H, diagrammes de fleurs latérales issues des inflorescences axillaires.

COT, Cotylédons ; F, feuilles végétatives ; FT, feuilles de transition (les flèches indiquent le développement ultérieur, tardif, des rameaux latéraux).

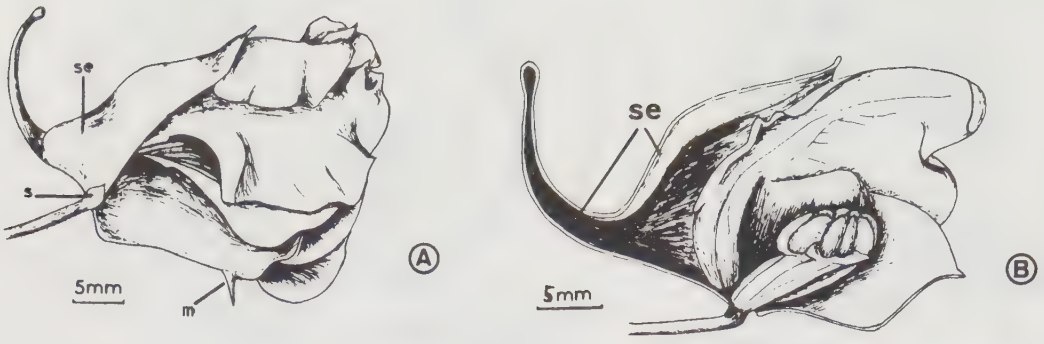


Fig. 4.– Fleurs latérales. A, Calice normal, trimère, le sépale postérieur, Se, est éperonné ; B, fleur coupée longitudinalement. m, Mucron du pétale antérieur ; S, sépale latéral.

A/ Fleurs appartenant aux inflorescences axillaires

Ces fleurs sont zygomorphes, leur plan floral voisin de celui d'une fleur simple varie peu : le sépale postérieur du calice trimère est éperonné (fig. 4A) ; parfois l'acquisition d'éperons latéraux représente un cas de pélorie au sens de LINNÉ. La corolle double est constituée d'un cycle externe de pièces en préfloraison quinconciale dextrorse ou sinistrorse (fig. 3 G, H) et d'un cycle interne de

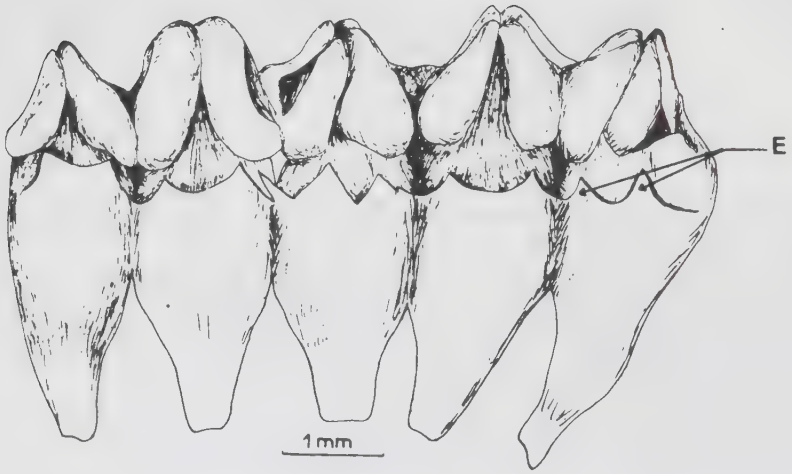


Fig. 5.– Androcée.
E, Enation ventrale.

pièces dont la préfloraison est le plus souvent variable ; les pétales postérieurs et latéraux du verticille externe sont connés deux à deux par une de leur marge et constituent deux ailes latérales, certains pétales du cycle interne sont parfois remplacés par des étamines ou des staminodes fertiles (fig. 3 H). L'androcée incliné vers la région antérieure (fig. 4 B) est constitué de 5 étamines connées par les anthères et la partie supérieure du filet ; de taille inégale, les filets portent ventralement (fig. 5), une énation étroitement appliquée contre la région stylaire. Le gynécée syncarpe est pentamère à ovaire pentaloculaire (fig. 18) ; 5 rangées d'ovules sont insérés sur une colonne centrale. Le fruit est une capsule velue à déhiscence loculicide, élastique.

B/ Fleurs solitaires latérales

Les fleurs sont zygomorphes et possèdent un calice chlorophyllien ou pétaloïde, régulièrement dimère, une corolle bicyclique (les pétales antérieurs sessiles sont pourvus d'un mucron chlorophyllien), un androcée gamostémone, dont le nombre et la disposition des pièces varient, un gynécée clos ou ouvert formé de 3 à 5 carpelles unis ou libres.

Figure 3 D.– Calice de 2 sépales pétaloïdes éperonnés, corolle hétéromère constituée d'un premier cycle tétramère et d'un second cycle pentamère ; androcée pentamère ; gynécée pléiomère clos : 6 carpelles dont deux (C_1) et (C_6) sont adnés à une pièce carpelloïde portant des caractères staminaux (2 sacs polliniques) ; face à cette dernière, la loge ovarienne est occupée par une pièce carpelloïde porteuse de 3 sacs polliniques.

Figure 3 E.– Calice de 2 sépales dont l'un est éperonné ; corolle de 2 cycles dimères de pétales ; androcée de 2 cycles trimères de pièces adnées par les anthères et les filets, le cycle interne formé de 2 étamines fertiles et 1 staminode pourvu de 3 sacs polliniques est plus ou moins cohérent avec le gynécée pentamère et incomplètement clos.

Figure 3 F.– La fleur est caractérisée par un plan de symétrie oblique. Calice dimère et éperonné : le sépale postérieur droit est doublé du côté interne d'un sépale glanduleux ; corolle bicyclique pentamère puis hexamère ; androcée constitué d'un premier cycle hexamère (3 étamines et 3 staminodes) puis d'un second cycle de 3 étamines inégales et un carpelle stérile ; à l'étamine (E_3) fait suite un gynécée ouvert comprenant 3 carpelles et une pièce carpelloïde (CS_4) porteuse d'un sac pollinique.

C/ Fleur terminale

a) Morphologie

Actinomorphe et pléiomère, la fleur terminale présente des pièces externes chlorophylliennes de morphologie et de disposition intermédiaires entre feuilles végétatives et pièces périanthaires (pièces de transition). Ces pièces, sur lesquelles l'attention a déjà été attirée (222), présentent une asymétrie et une réduction progressive du limbe accompagnées d'une diminution du nombre des indentations marginales, glanduleuses (fig. 2) ; la nervation, d'abord typiquement

pennée, devient plus ou moins parallèle dans la partie basale de la feuille ; corrélativement se produit une pétalisation progressive des pièces, le terme ultime étant le pétale normal muni d'un onglet (J) ; certaines pièces sont éperonnées, ce sont de véritables sépales (F, G) ; d'autres portent une ou plusieurs glandes adaxiales sessiles (B, C). Le calice et la corolle présentent une grande variabilité : 2 ou 3 sépales chlorophylliens ou pétaloïdes, glanduleux ou éperonnés, précèdent une corolle hétéromère polycyclique (fig. 3 B) ou spiralée (fig. 3 C) constituée d'un nombre variable de pétales. L'androcée est aussi très variable ; on observe une multiplication des cycles staminaux (polycyclie accompagnée ou non d'hétéromérie) ou une disposition acyclique des pièces (étamines ou staminodes). Le gynécée est pentamère, comme dans la fleur simple, ou pléiomère ; fréquemment un ou plusieurs carpelles sont remplacés par des pièces à caractères bivalents.

Les diagrammes (fig. 3 B, C) représentent 2 types floraux très fréquemment rencontrés ; on distingue de l'extérieur vers l'intérieur :

deux pièces de transition dont l'une glanduleuse, trois sépales pétaloïdes, 12 pétales, plusieurs cycles d'étamines et de staminodes, un gynécée de 8 carpelles, incomplètement clos et cloisonné (B),

les trois pièces de transition, le calice, la corolle, l'androcée constitué d'étamines et d'un staminode et le gynécée de 8 carpelles sont insérés sur une spirale (C).

Diverses anomalies de constitution du gynécée des fleurs solitaires, latérales et terminales, seront étudiées de façon détaillée dans un autre chapitre (p. 53).

b) Phyllotaxie

Ayant observé la variabilité d'insertion des pièces périanthaires et reproductrices et l'instabilité du plan floral qui en est la conséquence, nous avons pensé que cette instabilité devait être en rapport avec une certaine irrégularité du fonctionnement ontogénique ; dans le but de vérifier la valeur de cette hypothèse, des schémas phyllotaxiques de tiges et de fleurs terminales développées sur un plan longitudinal ont été établis.

La figure 6 montre un exemple de disposition phyllotaxique. Les feuilles, insérées le long de 2 parastiques de contact senestres (S_1 et S_2) présentent des segments foliaires de longueur variable marqués par des traits obliques (hélice S_1) et par un pointillé (hélice S_2). Dans la partie supérieure de la tige, deux feuilles de transition (FT_1 et FT_2) obliquement insérées et séparées par un entrenœud très réduit, sont situées sur le trajet de la parastique S_1. La feuille de transition (FT_2) chevauche par son bord cathodique le sépale S" et par son bord anodique le sépale S' ; la disposition oblique et symétrique des 2 sépales conduit à penser qu'un dédoublement du centre organogène de l'hélice foliaire S_1 s'est effectué, fournissant 2 foyers organogènes floraux dont les sépales S' et S" constituent les premières productions ; celles-ci sont situées sur 2 hélices florales (SF_1 et SF_2). Après initiation du sépale S' le dédoublement de l'une des 2 nouvelles hélices florales (SF_1) fournit une troisième hélice (SF_3) fonctionnant synchroniquement avec les deux premières (SF_1 et SF_2) ; au-dessus du bord anodique du staminode ST_3 se voient

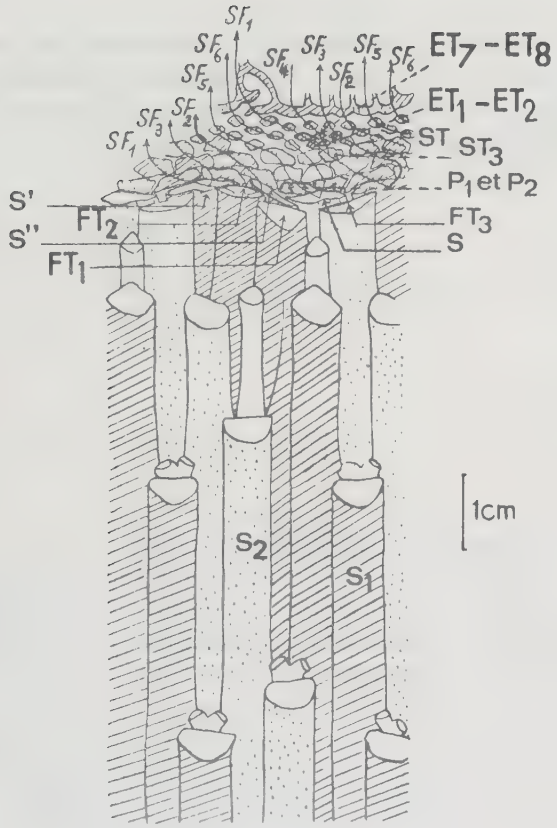


Fig. 6.– Phyllotaxie de la tige et de la fleur terminale. Voir explications dans le texte.
S_1 et S_2, Hélices foliaires senestres ; S, S' et S", cicatrices d'insertion de sépales ; FT_1 à FT_3, cicatrices d'insertion des feuilles de transition ; P_1 et P_2, pétales ; ST, staminodes ; ET, étamines.

2 cicatrices staminales de petite taille (ET_1, ET_2) adnées par leur marge et surmontées de 2 autres cicatrices staminales à marge cohérente (ET_7, ET_8) ; la disposition de ces 2 paires successives de pièces conduit à penser qu'un nouveau dédoublement du centre générateur de l'hélice florale (SF_1) s'est effectué, fournissant une nouvelle hélice florale (SF_4) ; 3 ou 4 étamines puis 1 ou 2 carpelles jalonnent l'extrémité de chacune des 4 hélices florales (SF_1), (SF_2), (SF_3), (SF_4) ainsi obtenues. La feuille de transition (FT_3), obliquement insérée, recouvre par son bord anodique le sépale (S), surmonté de 2 pétales (P_1 et P_2) dont la disposition symétrique résulte du dédoublement du centre générateur de la parastique (S_2) ; les 2 nouvelles hélices florales (SF_5) et (SF_6) ainsi formées fonctionnent synchroniquement et présentent chacune sur leur trajet, 2 pétales, 1 staminode, 4 étamines, 1 carpelle.

Les observations effectuées sur de nombreux échantillons ont donc révélé une continuité phyllotaxique entre hélices foliaires et hélices florales. La fleur terminale, dont le plan apparaît instable et difficile à définir, est réalisée par la collaboration de 2 centres générateurs foliaires, dextres ou senestres, dont le fonctionnement est arythmique et qui, après avoir initié 1 ou 2 feuilles de transition, subissent chacun 1 à 3 dédoublements, origine de 5 ou 6 hélices florales portant chacune successivement 1 sépale, 2 ou 3 pétales, 1 ou 2 staminodes, 3 ou 4 étamines, 1 carpelle (parfois 2).

3. RESUME

Il existe un gradient morphologique floral le long de l'axe principal de l'Impatiens Balsamina, cult. "Buisson fleuri" : les fleurs des petites grappes latérales situées au-dessus de la portion végétative sont zygomorphes à calice trimère et corolle bicyclique, androcée et gynécée pentamères ; les fleurs latérales de la région supérieure de l'axe sont zygomorphes à calice régulièrement dimère, les

autres verticilles sont variables et hétéromères ; la fleur terminale pléiomère présente une grande variabilité du plan floral, mais on remarque l'existence d'une continuité phyllotaxique entre hélices foliaires et florales dont les centres générateurs se dédoublent et fonctionnent de façon arythmique produisant des dispositions acycliques, hémicycliques ou pseudocycliques.

,,,,,,,,,

CHAPITRE III

ONTOGENESE ET MORPHOGENESE

Pour essayer d'expliquer les particularités morphologiques de l'appareil végétatif et des types floraux qui viennent d'être étudiées, nous avons été conduite à considérer les différentes étapes du développement, depuis la germination jusqu'à la reproduction. Celles-ci se sont déroulées en conditions constantes, sous éclairement naturel et à température oscillant entre 25° et 28° le jour, 18° et 20° la nuit.

1. MERISTEME APICAL

A/ Germination

La graine bitégumentée (BRUNOTTE, 40), exalbuminée, présente à maturité un embryon dont la gemmule est constituée de deux primordiums foliaires (P_1) et (P'_1) encadrant l'aire méristématique apicale (fig. 7) ; deux jours après le semis, l'apex végétatif en voie d'hydratation (coupe longitudinale) est constitué de 3 ou 4 assises de cellules indifférenciées à protoplasme dense chromophile, à nucléole volumineux (2 à 3µ)et d'un méristème médullaire (m.m) sous-jacent, peu différencié (Pl. II, 1). Sept jours après le semis, la radicule et l'axe hypocotylé sont allongés ; les cotylédons volumineux, entourés des téguments séminaux, sont encore dans le sol ; le point végétatif gemmulaire est gonflé (fig. 8A) ; les primordiums foliaires (P_1) et (P'_1), accrus, encadrent l'apex méristématique, bombé et saillant en coupe longitudinale perpendiculaire aux cotylédons, légèrement convexe en coupe longitudinale parallèle aux cotylédons (PL. II, 2 et 3). Ce stade est marqué par un début d'organisation de la structure histologique : 2 ou 3 assises superficielles de cellules forment une tunica, 3 assises sous-jacentes, dont les cellules et les

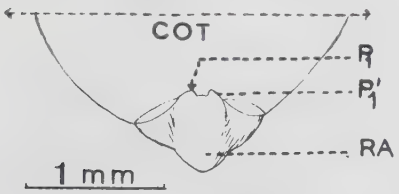


Fig. 7.– Embryon sec dont on a retiré un cotylédon.
P_1 et P'_1, Primordiums gemmulaires ; RA, radicule ; COT, cotylédon.

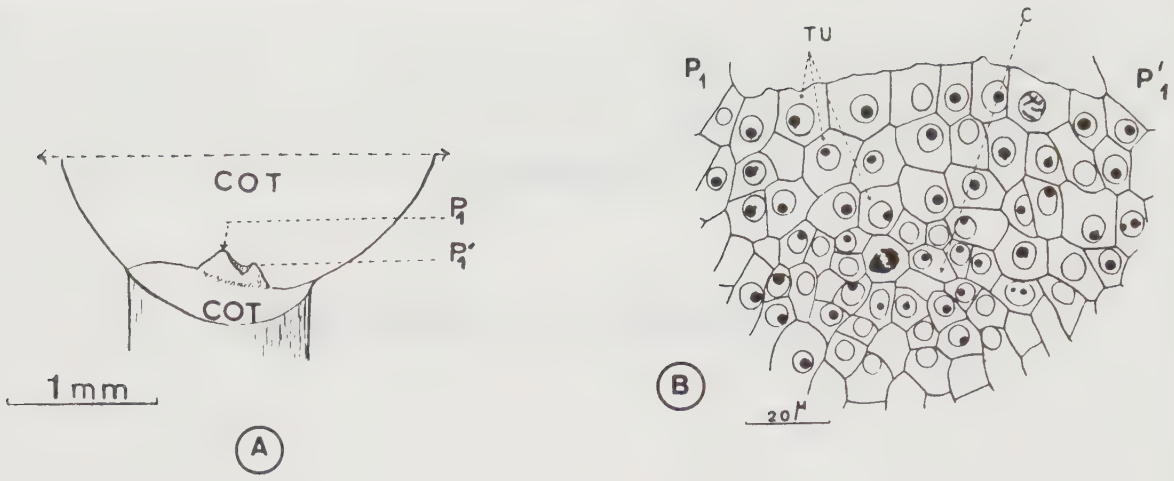


Fig. 8.– Gemmule. L'apex est en voie d'hydratation (sept jours après le semis). A, Morphologie ; B, coupe cytohistologique pratiquée dans le méristème (plan intercotylédonnaire).

noyaux ont un diamètre plus petit, constituent un corpus (fig. 8 B) ; la calotte chromophile représentée par l'ensemble de ces deux zones dont l'état cytologique est uniforme (protoplasme dense faiblement vacuolisé) présente une répartition mitotique homogène (fig. 9A) ayant pour résultat un élargissement de l'aire apicale méristématique. Certains méristèmes (fig. 9 B) montrent un stade de dé-

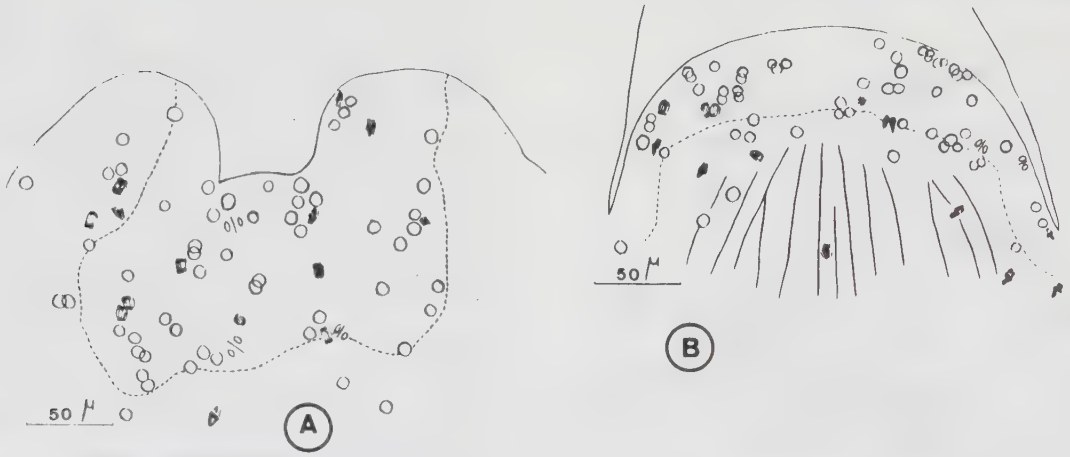


Fig. 9.– Densité mitotique obtenue, dans un méristème apical âgé de 7 jours, par superposition de coupes. A, Plan intercotylédonnaire ; B, plan cotylédonnaire.

veloppement légèrement plus avancé, l'état cytologique est encore homogène mais la répartition mitotique est déjà localisée dans les flancs : ces images correspondent à un début d'installation d'une zone organogène végétative qui initiera les premières ébauches foliaires (P_3) et (P_4).

B/ Phase végétative

Huit ou neuf jours après le semis, les cotylédons sont encore protégés par les téguments séminaux, trois racines latérales sont développées : les ébauches foliaires (P_1) et (P'_1) sont devenues de petites feuilles (F_1) et (F'_1), les primordiums foliaires (P_3) et (P_4) sont apparus (fig. 10 A), leur insertion n'est pas rigoureusement opposée et le dôme méristématique apical est légèrement dissymétrique (fig. 10 B) ; les coupes longitudinales axiales pratiquées dans les divers plans de ce dôme méristématique présentent deux régions latérales pyroninophiles, riches en ARN cytoplasmique, encadrant une zone apicale axiale plus faiblement pyroninophile et dont les cellules ont un protoplasme fortement vacuolisé (PL. II, 4). Les régions latérales organogènes comportent de nombreuses mitoses, anticlines dans les assises de la tunica, périclines et obliques dans les assises du corpus ; dans la région axiale, moins active, se voient quelques figures mitotiques (fig. 11). Les noyaux dans les diverses assises cellulaires ont une taille sensiblement identique (5 µ environ) ; ils sont cependant légèrement plus volumineux dans la région tunicale axiale. Les nucléoles sont plus volumineux dans les régions latérales organogènes (1,50 à 2 µ) que dans la zone apicale axiale (1,25 µ). Les mitochondries sont sphériques ou allongées, légèrement plus courtes dans les régions latérales. A ce stade est établie la zonation cytohistologique classique d'un méristème caulinaire en période végétative.

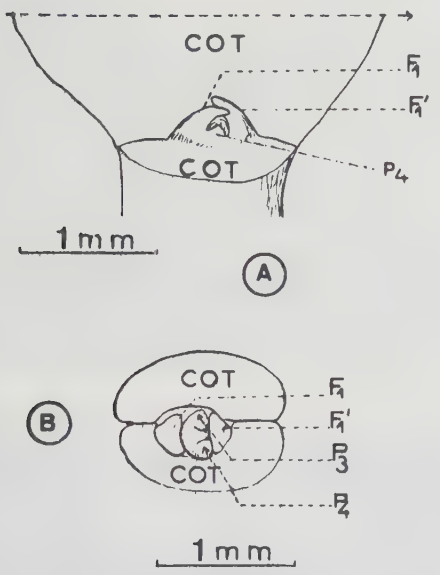


Fig. 10.– Point végétatif le 8ème jour de la germination.
A, Vue de profil ;
B, vue apicale.

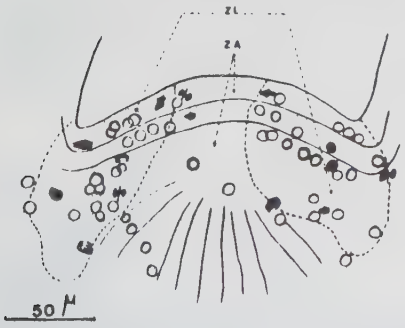


Fig. 11.– Méristème apical en phase végétative. Densité mitotique.

Au cours des douze jours suivants, l'aire méristématique apicale, réduite par la surrection des primordiums foliaires successifs, subit des variations morphologiques (fig. 12, 13), son diamètre varie entre 130 et 150 µ. Deux types de disposition phyllotaxique sont observables dans nos conditions de culture ; les bourgeons apicaux présentent des ébauches insérées sur 2 hélices foliaires dont l'enroulement est dextre (fig. 12) chez la moitié des plantes, ou senestre (fig. 15) chez l'autre moitié.

PLANCHE II

Fig. 1.– Méristème apical d'une plante âgée de 2 jours (BOUIN - Hématoxyline, X 780).

mm, Méristème médullaire peu différencié ; P_1 , P'_1 , ébauches foliaires gemmulaires.

Fig. 2.– Méristème apical d'une plante âgée de 7 jours. Plan de section cotylédonnaire (BOUIN - Hématoxyline, X 340).

CC, calotte chromophile ; COT, cotylédon.

Fig. 3.– Même stade, plan de section intercotylédonnaire (BOUIN - Hématoxyline, X 340).

Fig. 4.– Méristème apical d'une plante âgée de 9 jours. Stade végétatif (BOUIN - Hématoxyline, X 420).

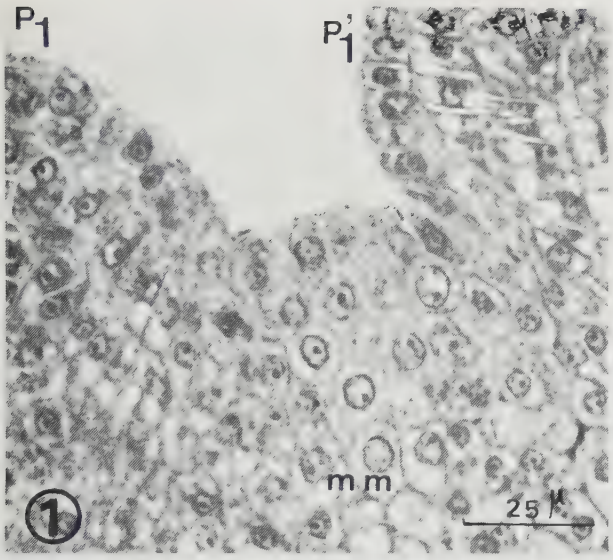
ZA, Zone axiale ; ZL, zone latérale.

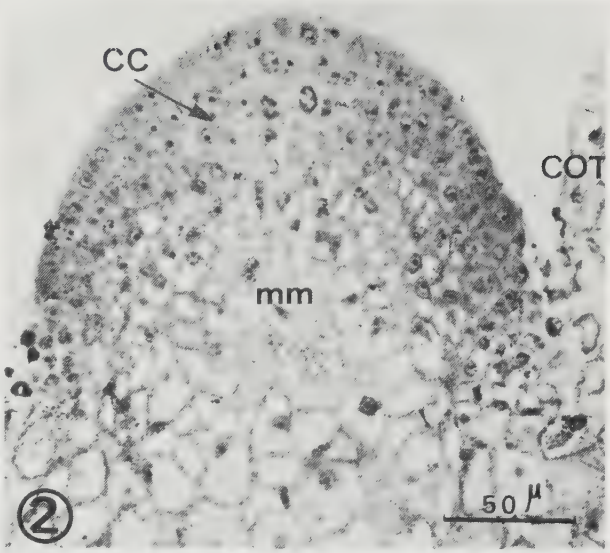
Fig. 5.– Méristème apical d'une plante de 18 jours (BOUIN - Hématoxyline, X 420).

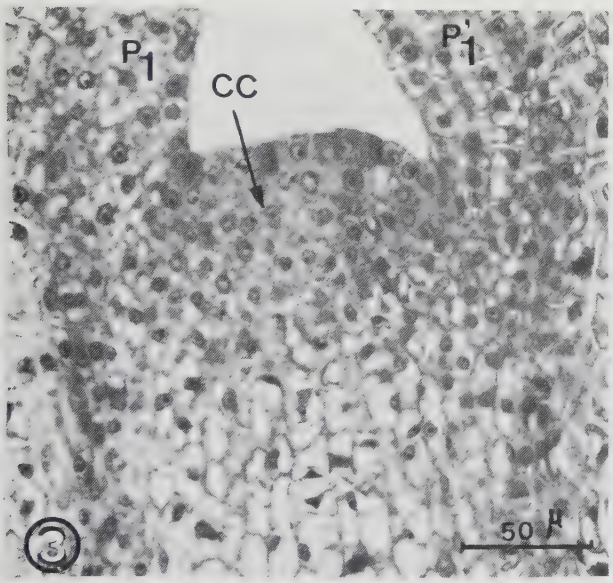
IT, Initium d'une pièce de transition.

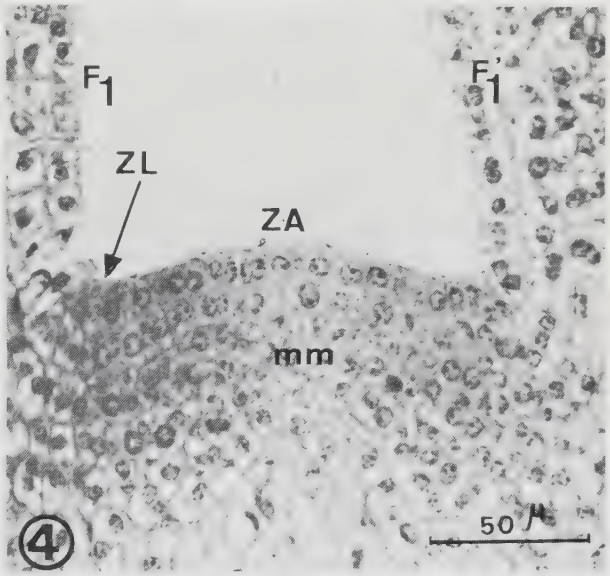
Fig. 6.– Méristème floral édifiant les primordiums staminaux, PS, (AFA - BRACHET, X 340).

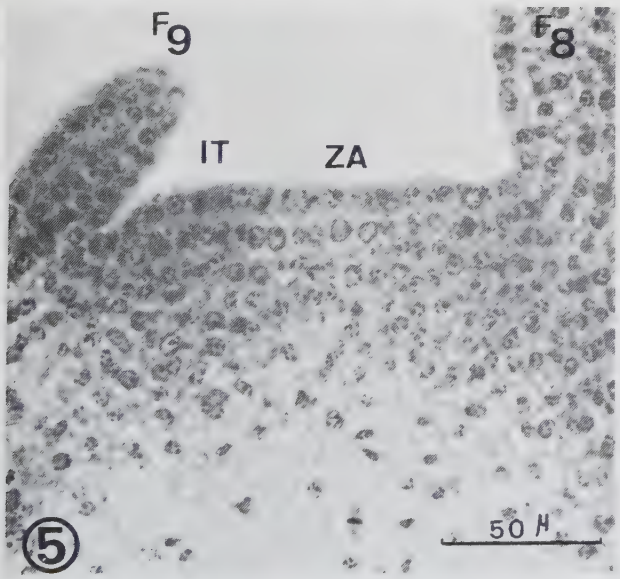
PLANCHE II


P1
P'1
mm
25 µ
1


CC
COT
mm
50 µ
2


P1
P'1
CC
50 µ
3


F1
F'1
ZL
ZA
mm
50 µ
4


F9
F8
IT
ZA
50 µ
5

PS
ZA
50 µ
6

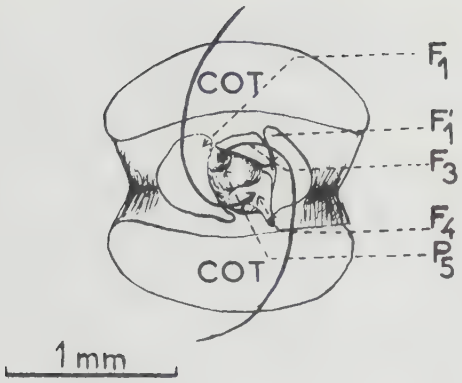


Fig. 12.– Vue apicale d'une plantule âgée de 10 jours. Deux hélices foliaires dextres ; le 5ème primordium foliaire P_5, est apparu.

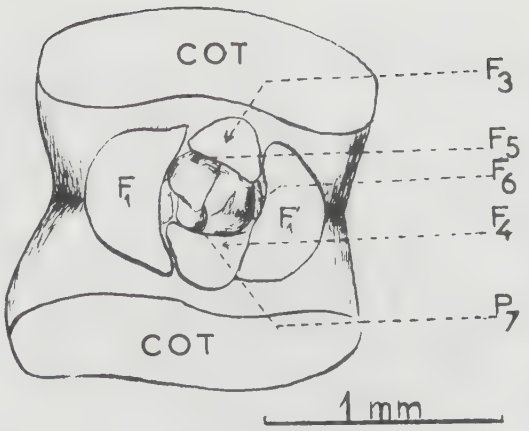


Fig. 13.– Plantule âgée de 12 jours. Le 7ème primordium foliaire, P_7, est apparu.

Les ébauches des pièces de transition entre feuilles de feuillage et pièces périanthaires apparaissent de façon plastochronique entre le 17ème et le 20ème jour après le semis ; il se produit un élargissement et un aplanissement de l'aire apicale méristématique où l'on distingue toujours un contraste net entre zone apicale axiale et zone latérale (PL. II, 5) ; le protoplasme des cellules dans les différentes assises de la région axiale est plus vacuolisé que dans les zones latérales qui montrent une plus forte densité mitotique ainsi qu'une teneur plus grande en ARN cytoplasmique (ribosomes) ; la structure du chondriome est identique à celle qui a été décrite précédemment.

Fig. 14.– Méristème en phase florale. PP, Primordium de pétale ; PS, primordium staminal.

C/ Phase reproductrice

L'édification de la fleur terminant l'axe exige encore une vingtaine de jours ; les primordiums des sépales font saillie entre le 20ème et le 22ème jour après le semis tandis que s'estompe progressivement le fonctionnement plastochronique apical ; puis viennent (fig. 16 A, B) successivement les pièces de la corolle

pléiomère (22ème à 28ème jour), les pièces staminales (28ème à 37ème jour) ; les carpelles sont initiés environ 40 jours après le semis ; le fonctionnement méristématique est devenu typiquement floral par émergence simultanée des pièces dans les différents verticilles. Ces dernières sont toujours initiées dans les zones latérales pyroninophiles à partir de divisions périclines dans la 3ème assise cellulaire auxquelles succèdent de nombreuses divisions anticlines et obliques. Au moment de l'initiation des primordiums staminaux, le diamètre du méristème, élargi et devenu plan, varie entre 160 et 180µ (PL. II, 4). Dans les zones latérales organogènes, la densité mitotique est importante (fig. 14), le diamètre nucléolaire est supérieur ou égal à 2µ ; dans la zone axiale inactive, la densité mitotique demeure faible, le diamètre nucléolaire varie entre 1,2 et 1,5µ ; dans tous les territoires méristématiques, le chondriome est constitué de mitochondries sphériques et en bâtonnets courts.

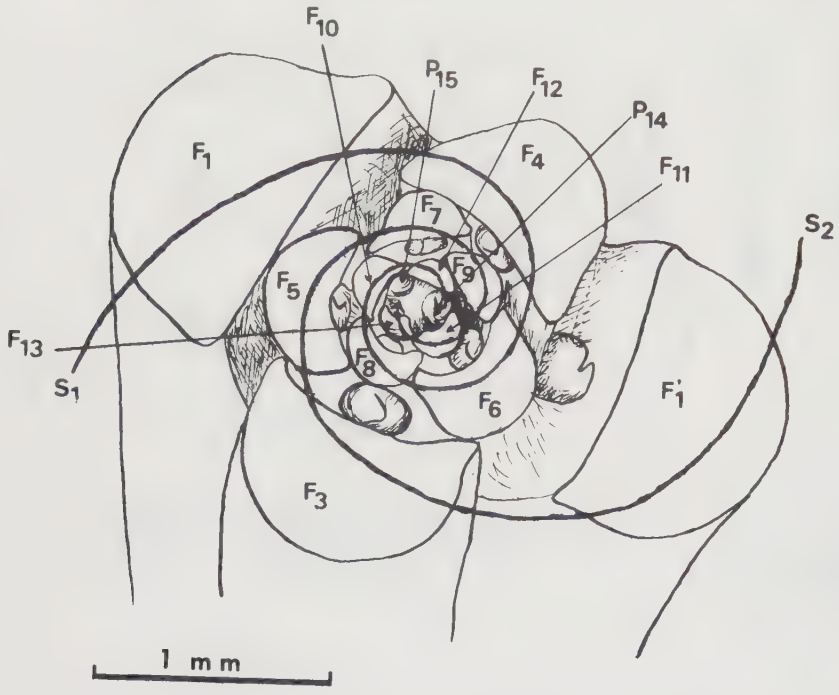


Fig. 15.– Plantule âgée de 18 jours. Deux hélices foliaires senestres ; les primordiums des pièces de transition, P_{13} à P_{15}, sont apparus.

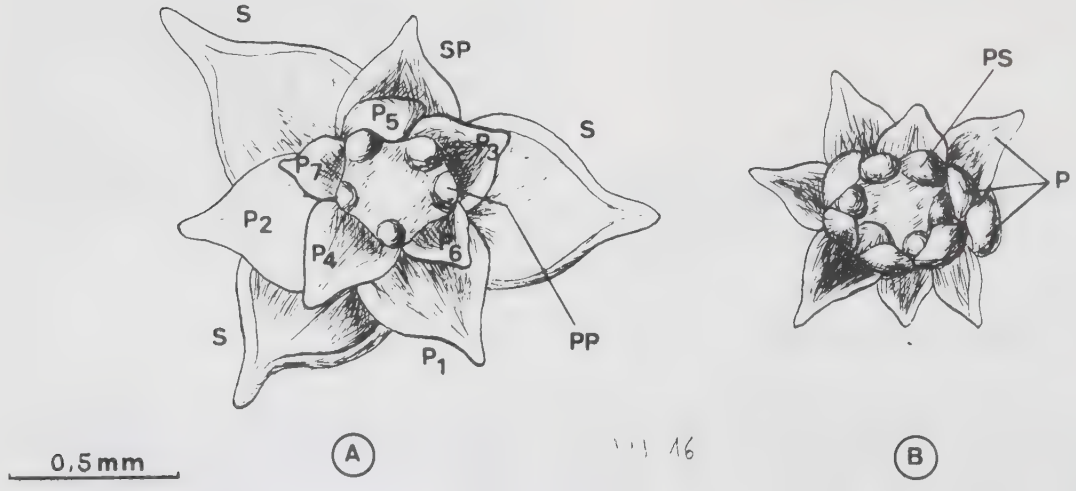


Fig. 16.– Méristème terminal floral. A, Plante âgée de 28 jours ; B, plante âgée de 33 jours.
S, Sépales ; P, pétales ; PP, primordium de pétale ; PS, primordium staminal.

2. BOURGEONS AXILLAIRES

Au cours de l'étude du fonctionnement du méristème apical, nous n'avons jamais observé l'initiation de bourgeons à l'aisselle des dernières feuilles en formation : l'initiation des bourgeons axillaires s'effectue donc avec un certain retard par rapport à celle de la feuille axillante.

Onze ou douze jours après le semis, les premiers primordiums de bourgeons, axillés par les feuilles (F_1 et F'_1) sont visibles à la loupe binoculaire ; leur surrection est concomitante de celle des 6ème et 7ème ébauches foliaires (fig. 13). Des initiums gemmaires microscopiques existent, dès ce stade, aux aisselles des feuilles d'ordre 3 et 4 ; leur initiation s'effectue donc avec un retard de 3 plastochrones par rapport à celle de la feuille axillante. Au cours des 12 jours suivants, les différents primordiums font progressivement leur apparition en séquence acropète, aux aisselles foliaires d'ordre 5 à 10. 20 jours après le semis, de petits mamelons méristématiques sont visibles aux aisselles foliaires d'ordre 6 à 8 (fig. 15) ; les aisselles foliaires d'ordre 9 et 10 sont occupées par les dernières formations axillaires encore à l'état d'initiums. Les feuilles d'ordre 11 et 12 ont des aisselles vides.

L'évolution des diverses ébauches axillaires est en rapport avec leur position sur l'axe végétatif : a) les plus âgées, situées à l'aisselle des feuilles épicotylées d'ordre 1 à 5, édifient 1 ou 2 feuilles primordiales puis entrent en latence ; b) les suivantes, d'ordre 6 à 8, sont à l'origine d'inflorescences latérales réduites dont 2 fleurs seulement se développent ; c) les plus jeunes, situées sous le méristème terminal, sont à l'origine de fleurs solitaires latérales.

A/ Aspect des méristèmes axillaires à la fin de la phase végétative

Vingt jours après le semis, l'aisselle de la feuille d'ordre 10 est occupée par le dernier initium apparu (PL. III, 1). Les cellules épidermiques et sous-épidermiques en voie de dédifférenciation constituent un îlot méristématique dont les caractères cytologiques deviennent uniformes (vacuoles réduites, nucléole volumineux, chondriosomes ponctiformes) ; des divisions périclines de cellules parenchymateuses, différenciées, situées sous l'îlot méristématique (PL. III, 1) sont à l'origine du futur méristème médullaire qui s'individualise tôt au cours de l'ontogénèse et est déjà apparent dans l'initium axillaire de la feuille d'ordre 9 (PL. III, 2). Le primordium axillaire d'ordre 8, plus âgé, est structuré (deux assises tunicales, 3 ou 4 assises de cellules du corpus et un méristème médullaire bien différencié ayant édifié plusieurs assises cellulaires séparées du parenchyme sous-jacent par une zone en coquille, zc* (PL. III, 3)). Les aisselles foliaires F_7 ou F_6 sont occupées par un primordium encore plus âgé, saillant, dont la structure cytohistologique hétérogène zonée est identique à celle du méristème apical (PL. III, 5). Les bourgeons d'ordre 1 à 5, premiers apparus, ont déjà cessé toute activité plastochronique, ils sont constitués de une ou deux ébauches foliaires irriguées par un cordon procambial, encadrant une région méristématique de structure cytohistologique zonée (PL. III, 6).

---

* Zone constituée de cellules aplaties séparant le méristème axillaire des éléments parenchymateux voisins ("shell zone" des auteurs anglo-saxons).

PLANCHE III

Fig. 1.– Initium floral, I. fl, situé à l'aisselle de la feuille d'ordre 10 (plante âgée de 20 jours). Les flèches montrent des mitoses sous-épidermiques, à l'origine de l'îlot méristématique ; d'autres, plus profondes, sont à l'origine du méristème médullaire (BOUIN - Hématoxyline, X 720).

Fig. 2.– Initium floral axillé par la feuille d'ordre 9 (plante âgée de 20 jours) (BOUIN - Hématoxyline, X 720).

mm, Méristème médullaire.

Fig. 3.– Primordium axillaire d'une feuille d'ordre 8 (plante âgée de 20 jours) (BOUIN - Hématoxyline, X 720).

Tu, Tunica ; c, corpus ; ZC, zone en coquille.

Fig. 4.– Méristème inflorescentiel axillaire d'une feuille d'ordre 6 (plante âgée de 23 jours) (AFA - BRACHET, X 270).

BR, Bractée.

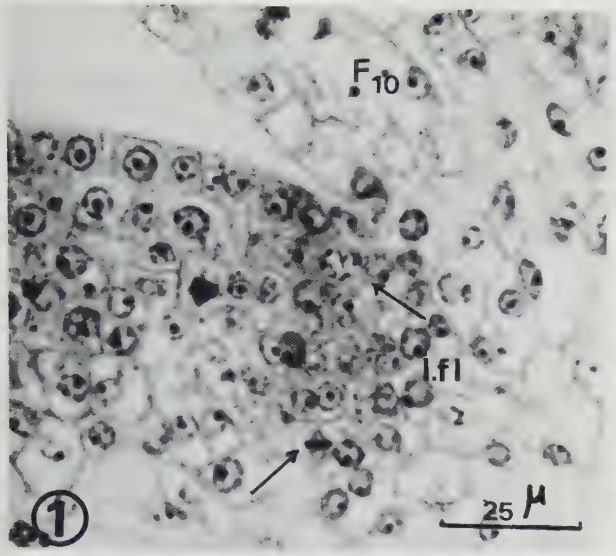
Fig. 5.– Primordium axillaire d'une feuille d'ordre 7 (plante âgée de 20 jours) (BOUIN - Hématoxyline, X 720).

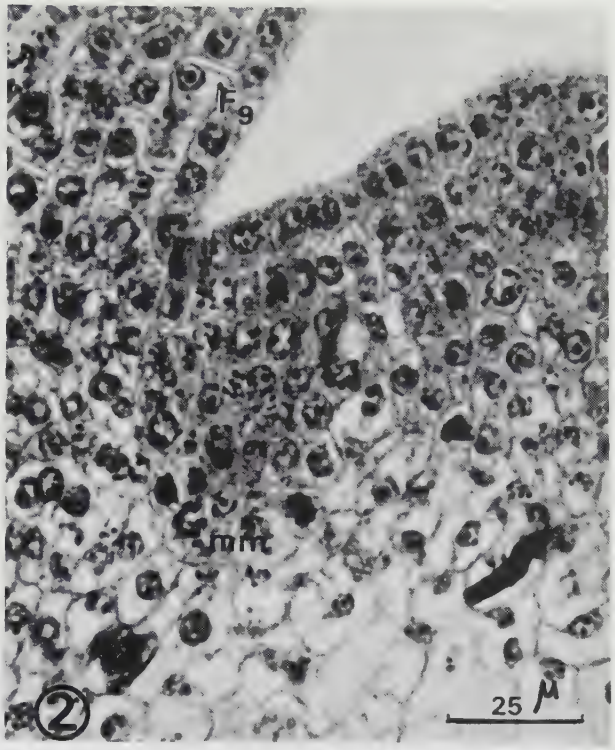
ZA, Zone axiale ; AI, anneau initial.

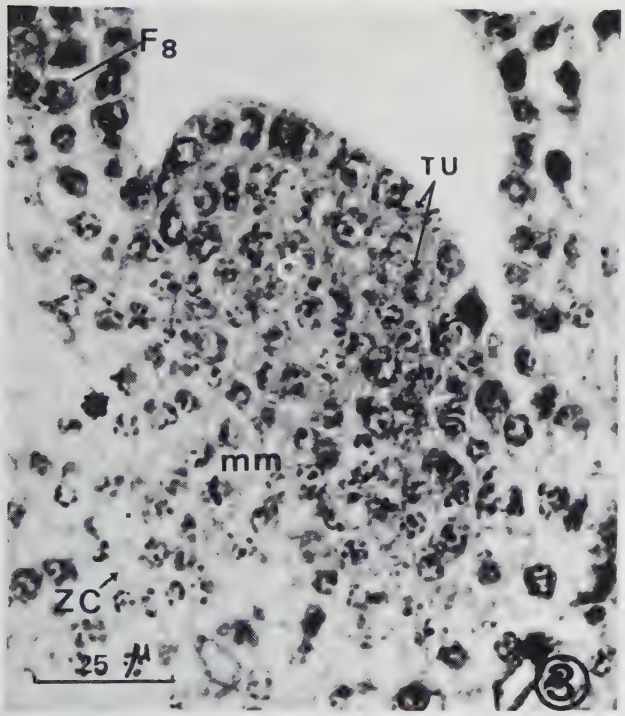
Fig. 6.– Méristème axillaire d'une feuille d'ordre 2 (REGAUD - Hématoxyline, X 270).

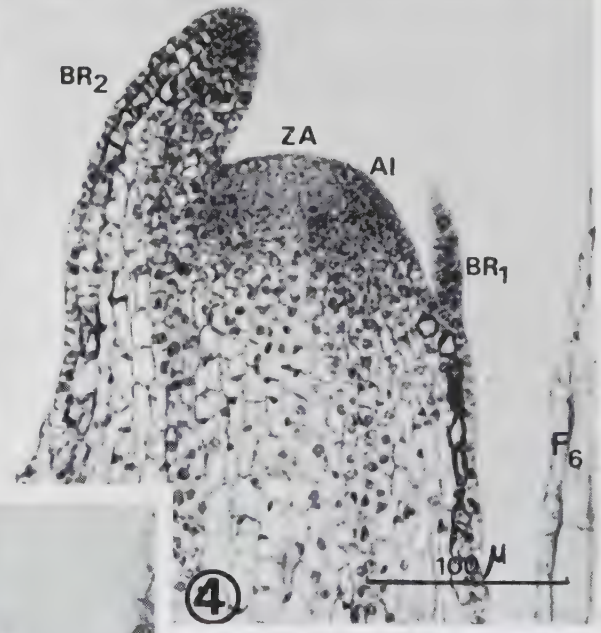
F'_1, Feuille primordiale.

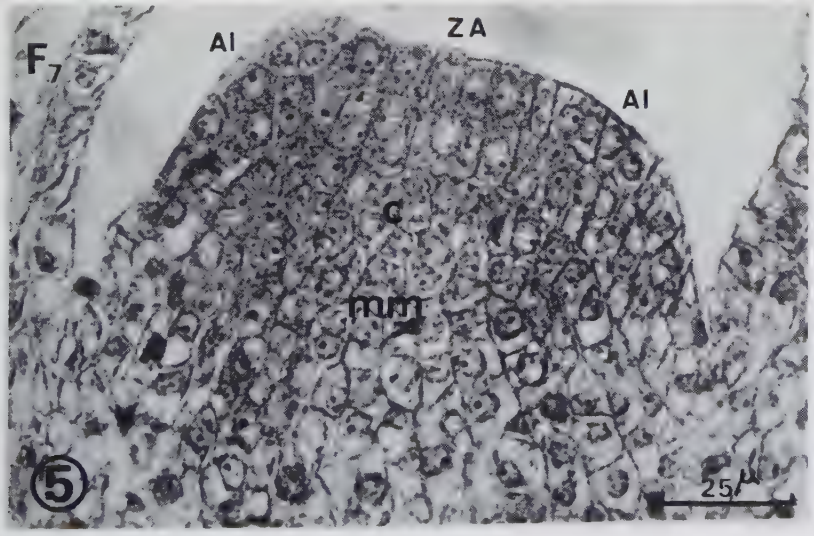
PLANCHE III

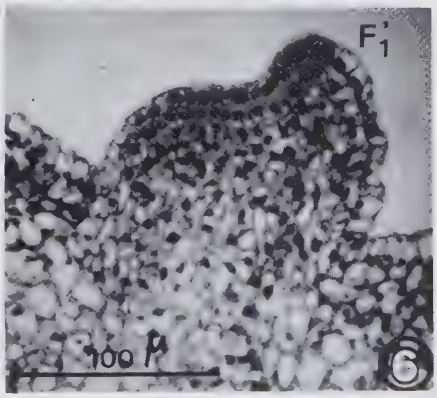

F10
l.fl
25 µ
1


F9
mm
25 µ
2


F8
TU
mm
ZC
25 µ
3


BR2
ZA
AI
BR1
F6
100 µ
4


F7
AI
ZA
AI
C
mm
25 µ
5


F'1
100 µ
6

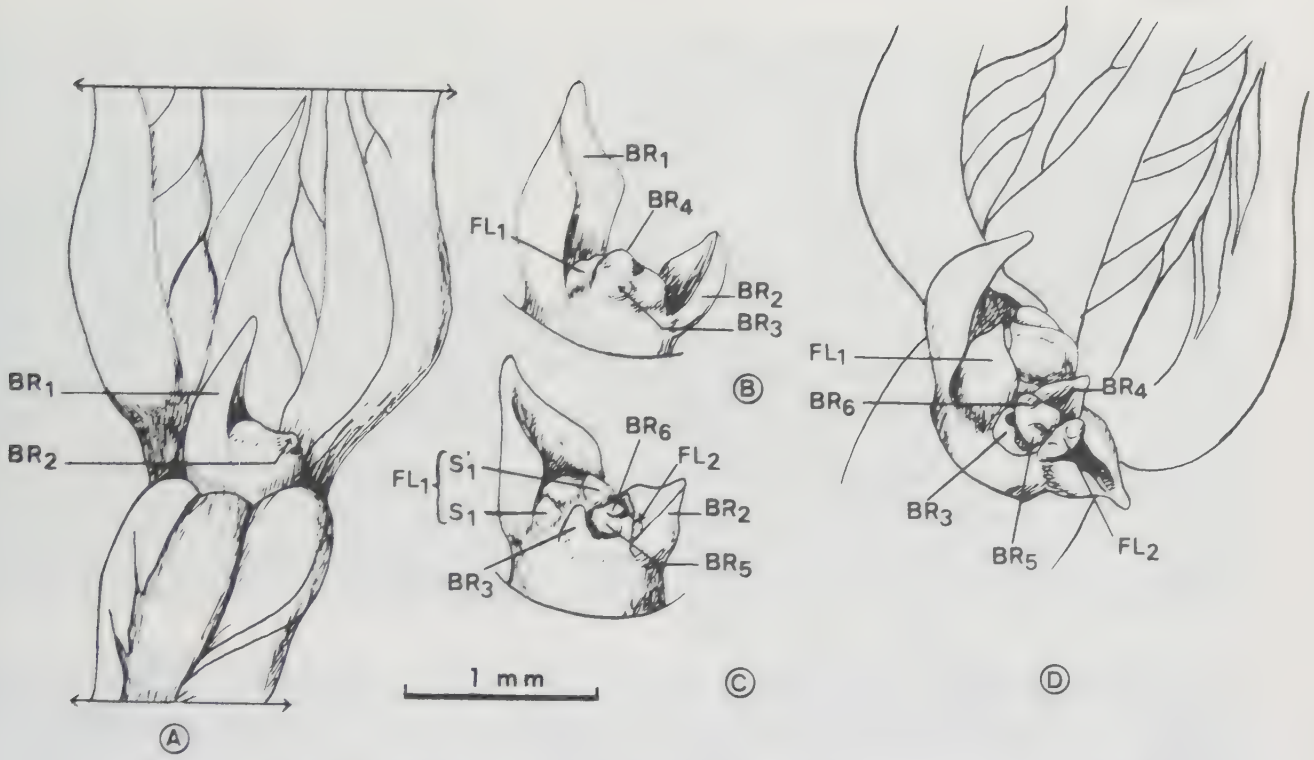


Fig. 17.– Stades d'initiation d'une inflorescence axillaire. A, plantule âgée de 22 jours ; D, plantule âgée de 32 jours ; B, C, stades intermédiaires. BR, Bractée ; FL, fleur.

B/ Evolution des bourgeons axillaires durant la phase reproductrice

a) Bourgeons inflorescentiels axillés par les feuilles d'ordre 6 à 8

Entre le 21ème et le 24ème jours qui suivent le semis, le mamelon méristématique axillé par F_6 ou F_7 s'organise (PL. III, 4), édifie, par son fonctionnement de flanc et de façon plastochronique, 4 ébauches bractéales dont la première BR_1, axillera un mamelon méristématique floral (FL_1) (fig. 17 B) ; la surrection des deux premières ébauches bractéales est concomitante de celle des ébauches des sépales de la fleur terminale. Entre le 24ème et le 26ème jours après le semis, le méristème inflorescentiel de structure cytohistologique zonée (PL. IV, 2, 5) édifie deux ébauches bractéales supplémentaires BR_5 et BR_6 (fig. 17 C). Le méristème axillaire floral d'ordre 1 (m. fl_1) présente un début de différenciation des cellules de la zone apicale axiale (ZA) et acquiert une structure hétérogène ; deux sépales latéraux S_1 et S'_1 sont édifiés puis un primordium de sépale médian PS_3 ; à ce stade, la bractée de 2ème ordre (BR_2) axille un mamelon floral (m. fl_2) dont l'état méristématique est d'abord homogène (PL. IV, 4) ; entre le 27ème et le 30ème jours après le semis, le méristème floral (m. fl_1) édifie latéralement par le jeu d'un anneau organogène très apparent (PL. IV, 6) un premier cycle de cinq pétales, deux ébauches d'un second cycle de pétales ; les pièces reproductrices mâles sont édifiées entre le 33ème et le 36ème jours après le semis ; les primordiums carpellaires sont visibles quarante jours après le semis.

PLANCHE IV

Fig. 1.– Méristème floral de premier ordre, m. fl_1, appartenant à une jeune inflorescence axillaire (voir organisation de celle-ci sur la figure 2). Un début de différenciation des cellules de la région apicale axiale, ZA, est apparent (BOUIN - BRACHET, X 720).

BR_1, Bractée de premier ordre.

Fig. 2.– Jeune inflorescence axillaire (plante âgée de 25 jours). Le méristème inflorescentiel, m. ifl, est zoné (BOUIN - Hématoxyline, X 180).

BR, Bractée ; m. fl, méristème floral ; S'_1, sépale latéral de la fleur de 1er ordre ; ZA, zone axiale ; Ai. i, anneau initial inflorescentiel ; Ai. fl, anneau initial floral.

Fig. 3.– Méristème floral axillé par une feuille d'ordre 10 (F_{10}) ; la zone latérale organogène est très pyroninophile (AFA - BRACHET, X 270).

IP, Initium de pétale ; PS, primordium de sépale.

Fig. 4.– Inflorescence axillaire (plante âgée de 30 jours) (AFA - BRACHET, X 720).

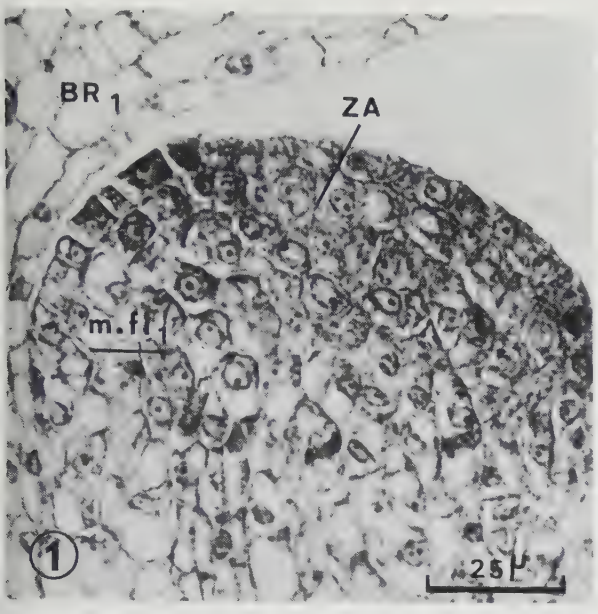
m.ifl, Méristème inflorescentiel ; m. fl, fleur ; BR, bractée ; S, sépale ; PP, pétale primordial ; ZA, zone apicale axiale.

Fig. 5.– Méristème inflorescentiel (plante âgée de 25 jours) (AFA - BRACHET, X 360).

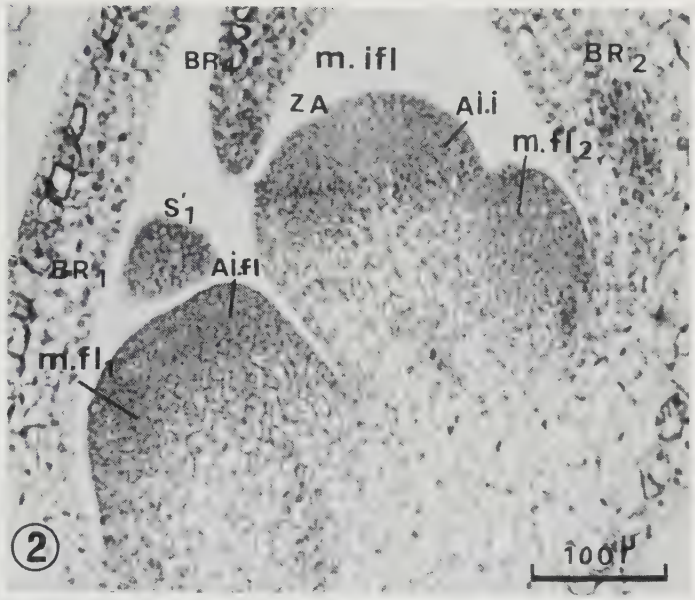
Fig. 6.– Méristème floral de premier ordre appartenant à une inflorescence axillaire (voir organisation de cette dernière sur la figure 4) ; plante âgée de 30 jours (AFA - BRACHET, X 720).

Ai. fl, Anneau initial floral ; ZA, zone apicale axiale ; PP, primordium de pétale ; mm, méristème médullaire.

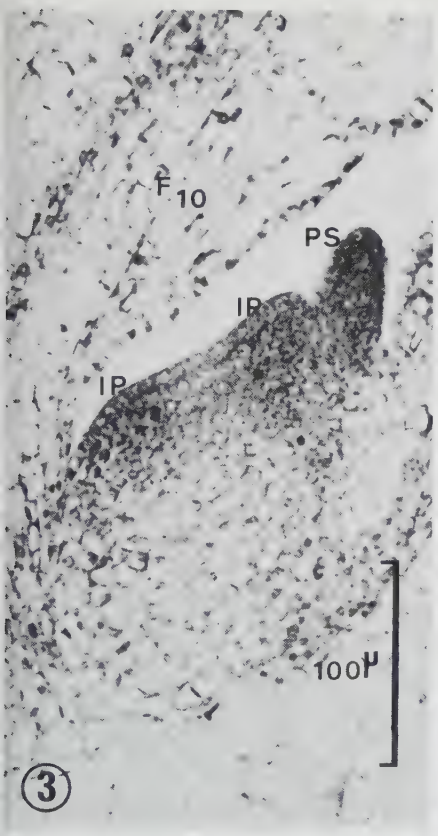
PLANCHE IV



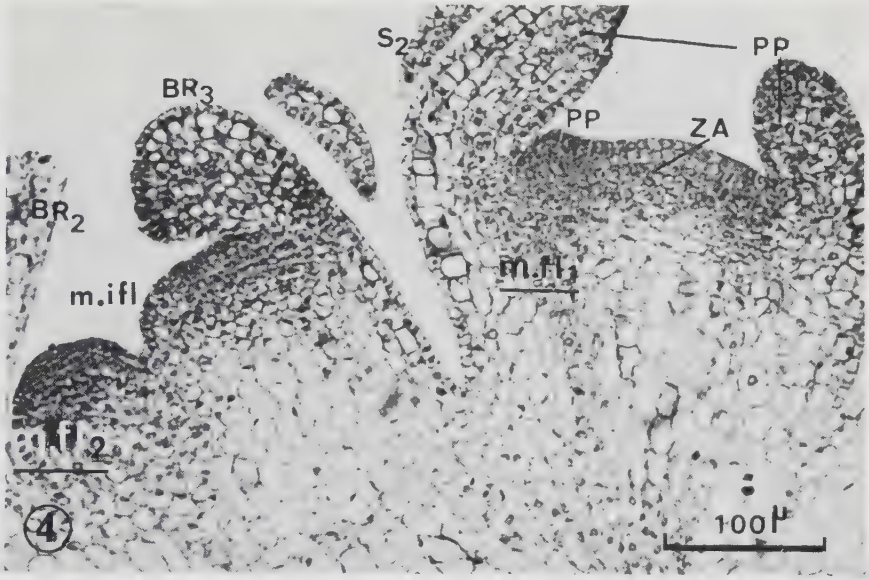
1



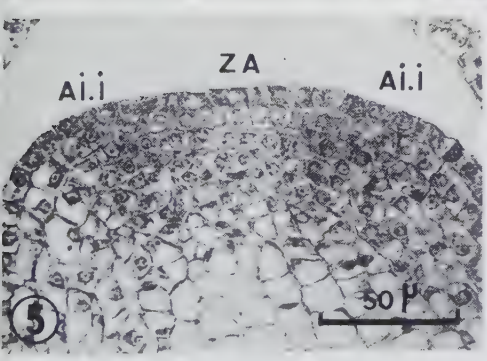
2



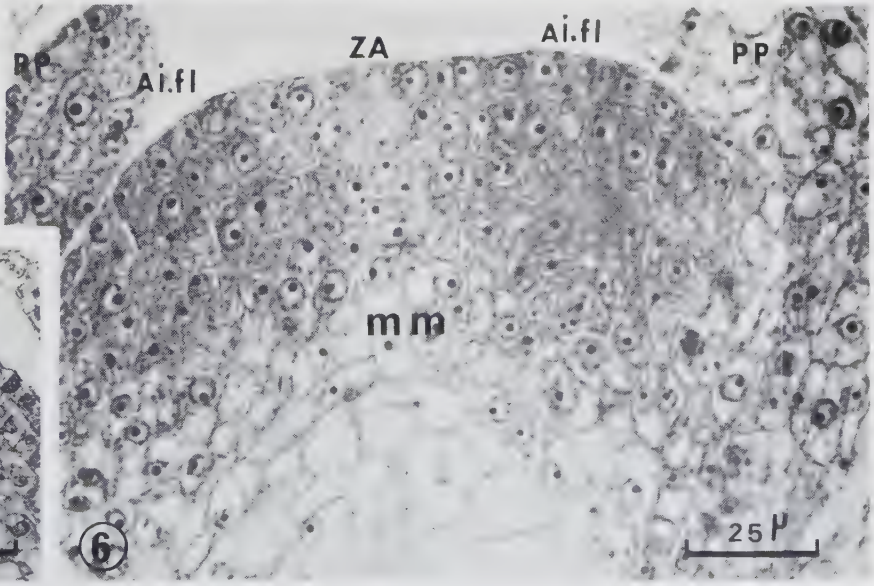
3



4



5



6

b) Bourgeons floraux axillés par les feuilles d'ordre 9 et 10

Ces bourgeons proches de l'apex, derniers apparus, présentent un très léger décalage des premiers stades de leur morphogénèse par rapport à ceux de la fleur terminale et des bourgeons inflorescentiels d'ordre 6 à 8. Après une phase de courte durée où le primordium floral apparaît cytologiquement homogène, se produit une différenciation de la région axiale et s'établit une structure cytohistologique zonée (nous reviendrons plus loin sur le développement de ce processus) ; deux sépales latéraux sont alors édifiés et apparaissent 25 à 26 jours après le semis ; (PL. IV, 4) ; les primordiums des pétales du deuxième cycle de la corolle sont édifiés et visibles 30 à 32 jours après le semis. L'édification des pièces reproductrices est concomitante de celle de la fleur terminale.

– TABLEAU I –

Morphogénèse comparée des types méristématiques observés chez l'Impatiens Balsamina cult. "Buisson fleuri".

nombre de jours suivant le semis	méristème terminal	méristèmes latéraux		
		méristème floral (ordre 9 et 10)	méristème inflorescentiel (ordre 6 à 8)	méristème végétatif
18	pièces dites de transition			
20	sépales			
22			bractées(6)	
24	pétales	sépales		
26			sépales (2) FL_1	
28		pétales	3e sépale + pétales FL_1	latent
30	staminodes et étamines			
32				
34		étamines	étamines	
36				
38	carpelles	carpelles	carpelles	
40				

Les faits précédents, dont certains ont été réunis dans le tableau I, nous permettent de formuler les considérations suivantes.

Le méristème apical de l'Impatiens Balsamina "Buisson fleuri" acquiert un fonctionnement et une structure cytohistologique d'un type classique (tel qu'il a été défini par A. LANCE) avant l'initiation des 3ème et 4ème feuilles épicotylées (1er plastochrone extraséminal). Cette organisation se maintient lors du passage de la phase végétative à la phase reproductrice et persiste durant toute l'ontogénèse florale ; la région active organogène, initiant les pièces foliaires et florales, demeure localisée aux flancs méristématiques. La phase végétative de courte durée (12 jours environ) est suivie d'une phase reproductrice plus longue (20 jours environ).

La phase reproductrice est précédée de l'initiation des méristèmes axillaires ; elle s'effectue, en séquence acropète, sous le méristème apical entièrement impliqué dans l'édification de la fleur terminale. Le développement et la floraison des bourgeons végétatifs, situés dans la région basale de la tige sont tardifs. L'initiation des pièces reproductrices débute, dans les bourgeons de la région moyenne et subdistale, avec un léger retard par rapport à celle de la fleur terminale et aboutit à l'édification de bourgeons inflorescentiels ou floraux dont le méristème présente une structure cytohistologique, toujours zonée, comparable à celle du méristème apical.

DEUXIEME PARTIE

LE GYNECEE

CHAPITRE IV

CARACTERES MORPHOLOGIQUE, ONTOGENIQUE, ET TERATOLOGIQUE

1. HISTORIQUE

L'organisation du gynécée des Balsamines ne semble pas avoir trop intrigué les botanistes. Cet organe a été le plus généralement interprété de la façon suivante : 5 pièces carpellaires connées renferment, dans la région ovarienne pentaloculaire, des ovules anatropes en placentation axile.

LINDLEY (156), dans son traité de Botanique systématique, admet que les 5 carpelles sont indépendants du placenta qu'ils entourent pour couvrir les ovules ; le tissu conducteur du style ne représente qu'une simple extension de celui du funicule.

Dans le cadre de ses études organogéniques concernant l'origine mixte du gynécée, PAYER (185) examine le cas précis de l'Impatiens Royleana (Impatiens Roylei Walp.) et conclut, comme l'auteur précédent, que le gynécée des Impatiens doit être constitué de 2 parties d'origine différente : l'une axile, qui porte les ovules et l'autre appendiculaire, plus développée, constituant la majeure partie de la région ovarienne : " ... dans les Impatiens, la plus grande partie de la loge est formée par l'éperon de la feuille carpellaire, et alors tous les ovules apparaissent de haut en bas sur l'axe contre lequel cet éperon est appliqué" ; d'autres botanistes admettent ce point de vue après avoir observé qu'à maturité la déhiscence de la capsule s'effectue par séparation des valves carpellaires et de la colonne placentaire ; celle-ci reste fixée sur le réceptacle floral tandis que les valves carpellaires sont projetées élastiquement.

VAN TIEGHEM (237), ardent défenseur de la théorie appendiculaire du gynécée, considère d'abord l'organisation du gynécée des Balsaminacées comme vraiment originale et unique dans le règne végétal. Une interprétation particulière, basée sur l'observation anatomique de l'Impatiens Royleana, lui permet ensuite de rapprocher le cas des Balsamines de celui des autres plantes ; la disposition axiale des faisceaux conducteurs placentaires ne serait en réalité produite que par un déplacement secondaire des faisceaux carpellaires marginaux vers le centre du gynécée ; ceux-ci, subissant précocement une rotation de 180°, se fusionneraient ensuite deux à deux afin de constituer un faisceau funiculaire.

Illustrant sa théorie du polymorphisme carpellaire, E. SAUNDERS (215), après une étude anatomique de 2 espèces (Impatiens tricornis et Impatiens Roylei), conclut que le gynécée du genre Impatiens est constitué de trois verticilles de pièces : un verticille externe "valvaire" vascularisé stérile, un verticille médian stérile représenté par les 5 septums ovariens dépourvus de tissu vasculaire différencié, un verticille interne fertile, représenté par 5 faisceaux centraux constituant une région centrale "solide".

Bien que la théorie du polymorphisme carpellaire proposée par E. SAUNDERS ait fait l'objet de nombreuses controverses, il ne semble pas que l'interprétation de cet auteur ait été suivie d'autres travaux relatifs au gynécée des Impatiens. C'est l'observation d'anomalies de la paroi et de proliférations florales, apparaissant spontanément à l'extrémité de la colonne placentaire, qui a attiré notre attention et nous a conduite à entreprendre l'étude de la structure de cet organe.

2. RECHERCHES PERSONNELLES

L'étude morphologique, anatomique et ontogénique du gynécée a été effectuée chez des plantes à fleurs simples, issues de graines sélectionnées par nos soins. L'étude des anomalies de constitution de la paroi ovarienne et celle des proliférations apiculaires ont été réalisées chez la Balsamine cult. "Buisson fleuri", dans les fleurs terminales et axillaires solitaires que nous avons décrites au cours d'un chapitre précédent.

A/ Morphologie

Le gynécée syncarpe, pentamère, comprend une région ovarienne velue et une région stylaire courte et glabre, terminée par 5 lobes stigmatiques simples, en position commissurale (fig. 18 A). Dans la région ovarienne pentaloculaire, une colonne placentaire axiale porte 5 rangées de 3 à 5 ovules, séparées par 5 septums minces et membraneux ; cette colonne ne se poursuivant pas au-delà des ovules en position distale, les bords internes des septums sont libres dans la région stylaire ainsi devenue uniloculaire (fig. 18 B). Au cours de la croissance, la région ovarienne devient parfois uniloculaire par résorption progressive des septums et la placentation est centrale.

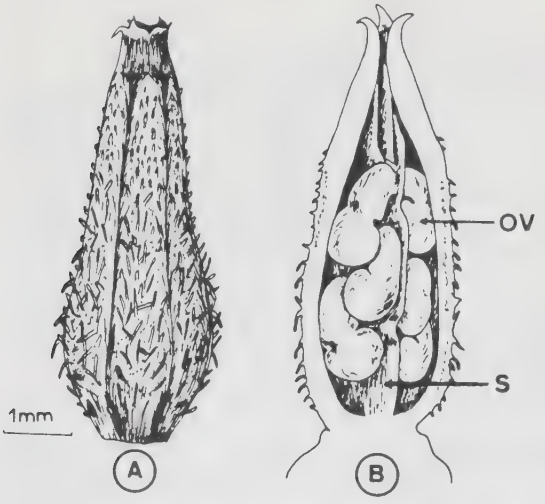


Fig. 18.– Gynécée. A, Morphologie externe ; B, coupe longitudinale.
OV, Ovules ; S, septum ovarien.

Les ovules ténuinucellés, bitégumentés, sont anatropes pendants.

B/ Histologie et anatomie

Une coupe transversale pratiquée dans la région moyenne de l'ovaire (fig. 18 et 19 A, B) montre de l'extérieur vers l'intérieur :

- un épiderme abaxial, pilifère,

- un parenchyme abaxial (fig. 19 B) constitué de 4 ou 5 assises de cellules de grande taille, allongées radialement, chlorophylliennes et dont certaines sont des idioblastes contenant des raphides d'oxalate de calcium (l'assise sous-épidermique est régulièrement tannifère),

- un parenchyme adaxial de 3 ou 4 assises de petites cellules isodiamétriques,

- un épiderme adaxial.

Les 5 régions commissurales, composées d'un parenchyme régulier de petites cellules, se distinguent nettement du reste du mésophylle hétérogène.

La vascularisation est assurée par un faisceau principal médian et 2 faisceaux latéraux de taille plus petite, disposés à la limite des parenchymes.

Remarquons que chaque loge est bordée par 2 épidermes différents : l'épiderme adaxial de la paroi, constitué de petites cellules allongées longitudinalement (fig. 20b), l'épiderme des septums et de la colonne placentaire, constitué de cellules cubiques irrégulières (fig. 20 c, d).

La structure de la colonne placentaire centrale est également hétérogène : de l'intérieur vers l'extérieur (fig. 19A, C), on distingue un parenchyme fondamental dans lequel sont irrégulièrement distribuées des formations vasculaires, un parenchyme externe constitué de cellules de petite taille, dont certaines sont des idioblastes contenant de l'oxalate de calcium (fig. 19 C) ; les éléments libériens dispersés dans le parenchyme fondamental interne sont masqués par la présence de cellules riches en composés phénoliques. Cinq septums minces, dépourvus de vascularisation, réunissent la colonne placentaire à la paroi ovarienne : on distingue 2 épidermes (fig. 20 d), séparés ou non par quelques cellules aplaties. Ces épidermes sont identiques à celui qui limite la colonne placentaire (fig. 20 c, d).

La vascularisation du gynécée a été observée sur des coupes longitudinales et transversales sériées, ces dernières pratiquées depuis le réceptacle floral jusqu'aux lobes stigmatiques. Les faisceaux vasculaires carpellaires sont issus d'une stèle de type caulinaire qui, après avoir émis 5 faisceaux staminaux, est constituée de 8 petits faisceaux ligneux primaires entourés d'un mince manchon libérien (fig. 21 a, b) ; 5 faisceaux pariétaux collatéraux s'individualisent ensuite (fig. 21 b, c) et se disposent sur un cercle externe (fig. 21 c) tandis que 2 autres, plus petits, gagnent le centre du réceptacle floral où ils participent à la constitution d'un cercle de formations vasculaires centrales (fig. 21 d) ; on peut donc, dès la base de la région ovarienne, discerner une organisation vasculaire caractéristique : un cercle externe de faisceaux pariétaux, un cercle interne de faisceaux centraux placentaires.

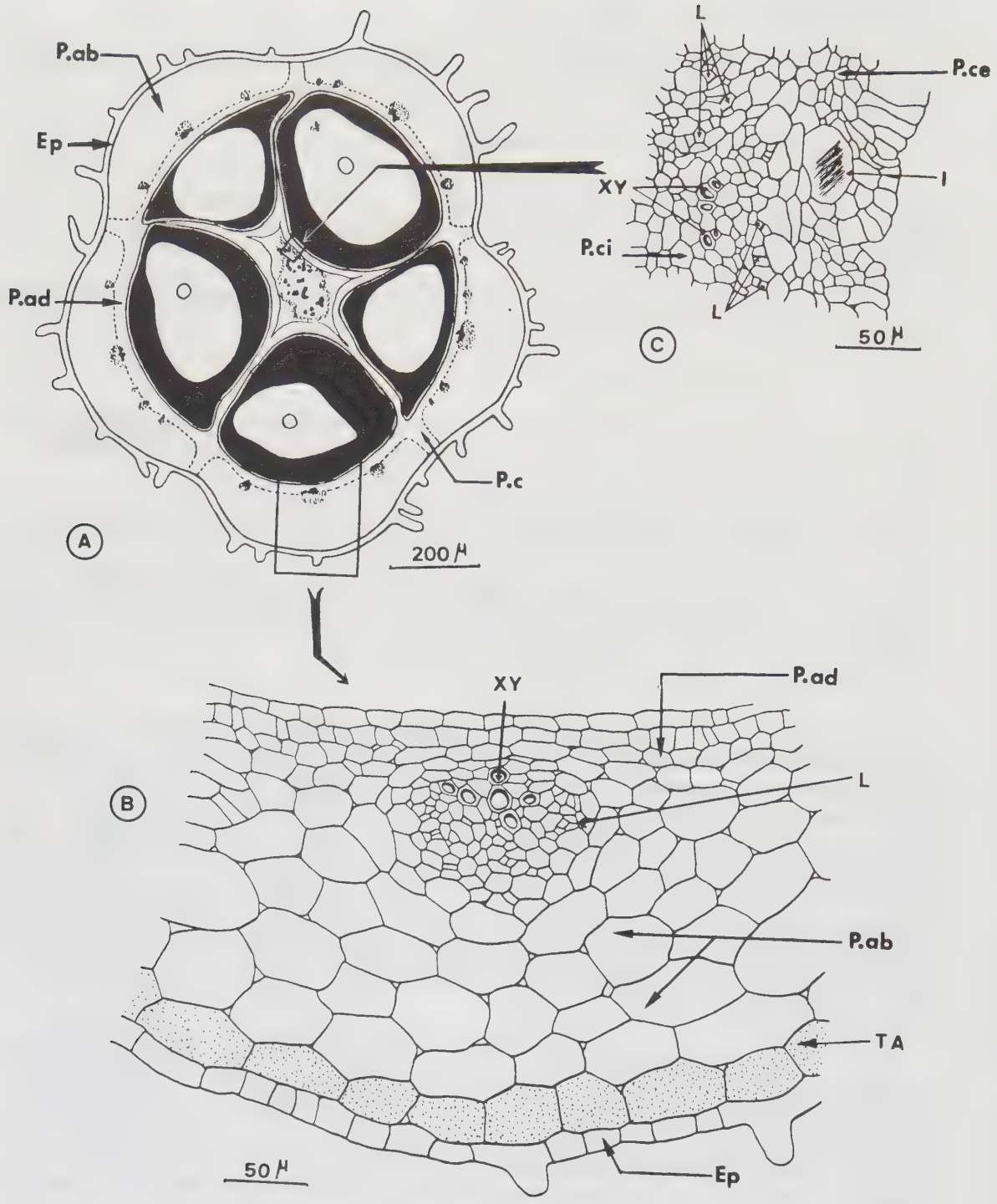


Fig. 19.– Coupe transversale de la région ovarienne. A, Schéma ; B, coupe histologique de la paroi ; C, détail d'une portion de la colonne placentaire. P.ab, Parenchyme abaxial ; P.ad, parenchyme adaxial ; P.ci, parenchyme interne de la colonne placentaire ; P.ce, parenchyme externe de la colonne placentaire ; Ep, épiderme pilifère ; L, liber ; XY, xylème ; I, idioblaste ; TA, assise tannifère.

A un niveau légèrement plus élevé (fig. 21 e, f), chaque faisceau pariétal se ramifie en un faisceau principal médian (4 ou 5 vaisseaux ligneux recouverts par un arc libérien) et 2 petits faisceaux latéraux (1 ou 2 vaisseaux ligneux recouverts par quelques éléments libériens) ; les faisceaux placentaires médians sont disposés suivant une stèle caulinaire typique, les éléments ligneux présentant un mode de différenciation centrifuge. Ce type d'organisation demeure constant sur toute la hauteur de la région ovarienne ; les petits faisceaux ovariens latéraux se ramifient parfois légèrement.

L'organisation de la stèle axiale placentaire varie suivant le niveau des coupes (fig. 21, g à l). Le nombre des faisceaux est le même que celui des ovules ; lors de l'émission d'un ovule, chaque faisceau placentaire se détache de la stèle, prend un aspect semi-concentrique ou concentrique (fig. 21, h et i) et irrigue directement le funicule. De la base vers le sommet de la colonne placentaire se produit donc un appauvrissement progressif des faisceaux stélaires régulièrement émis vers les funicules, puis leur disparition. La colonne placentaire ne se prolonge pas au-delà des ovules distaux, le bord interne des septums ovariens devient alors libre.

Les styles connés sont parcourus par le prolongement des faisceaux pariétaux qui se ramifient (fig. 21, m, n, o) puis disparaissent (fig. 21, p, q, r) en même temps que les septums ; les lobes stigmatiques sont dépourvus de vascularisation.

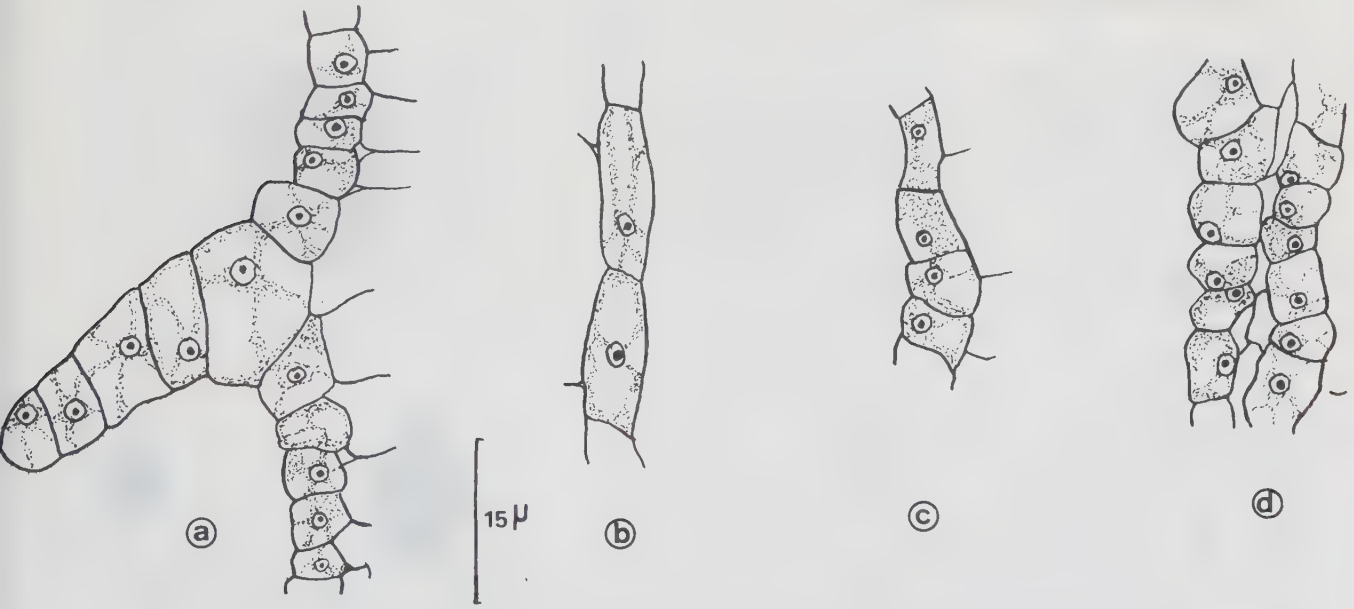


Fig. 20.– Différents types cellulaires du gynécée. a, Epiderme abaxial de la paroi ; b, épiderme adaxial ; c, épiderme de la colonne placentaire ; d, septum ovarien.

C/ Ontogénèse

Après la surrection des primordiums staminaux, les zones latérales organogènes sont le lieu de nouvelles divisions (cloisons périclines au niveau de la troisième assise cellulaire (fig. 22A), origine des initiums carpellaires ; après l'édification des 5 primordiums carpellaires (PL. V, 1a, 1b) se produit une aug-

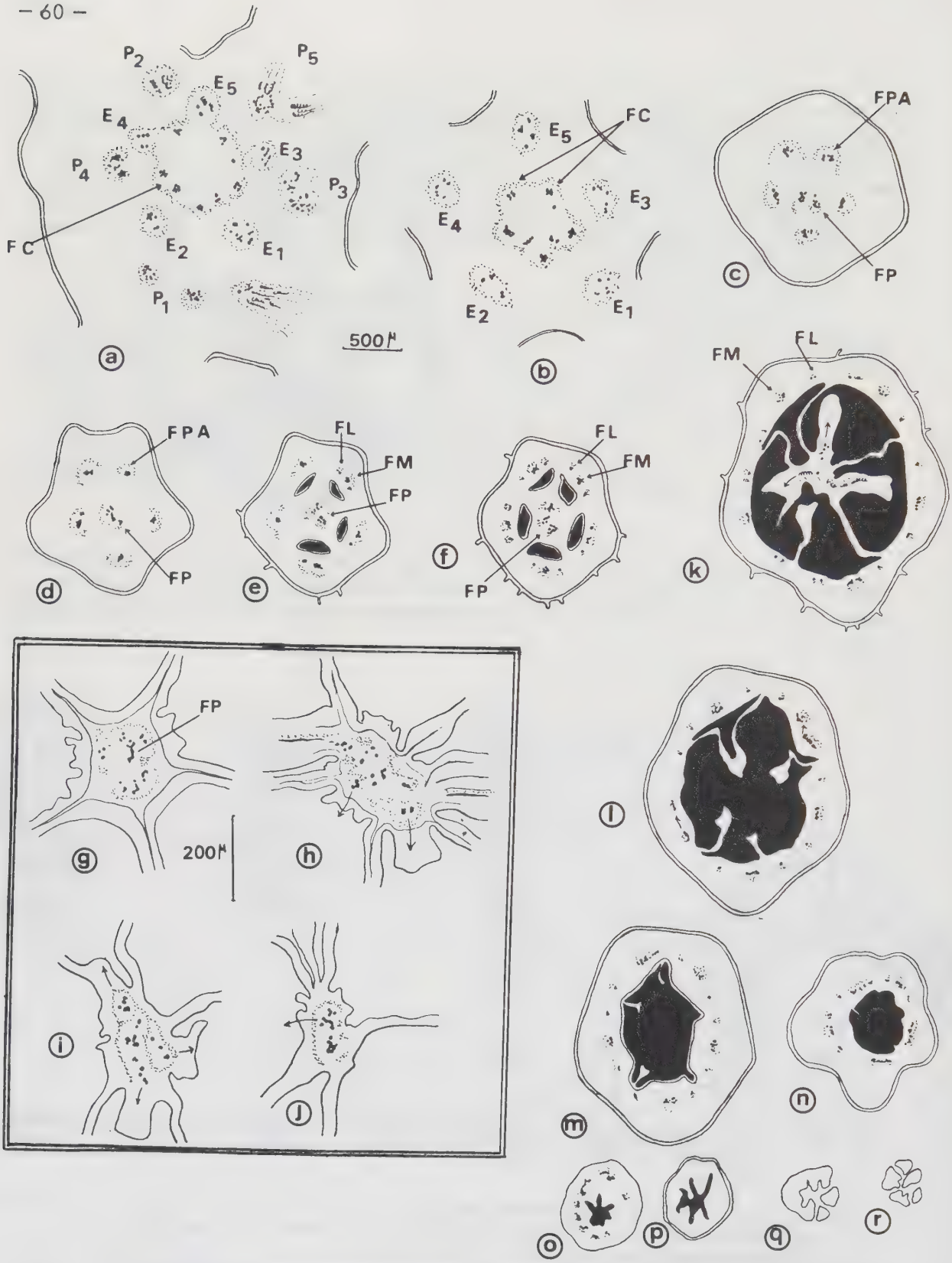


Fig. 21.– Coupes transversales pratiquées à différents niveaux du réceptable floral (a et b) et du gynécée (c à r). g à j, Vascularisation de la colonne placentaire entre les niveaux des coupes f et k.

P, Faisceaux vasculaires des pétales ; E, faisceaux vasculaires des étamines ; FC, faisceaux carpellaires ; FPA, faisceau pariétal ovarien ; FP, faisceau placentaire ; FM, faisceau ovarien médian ; FL, faisceau ovarien latéral.

mentation de la densité mitotique (fig. 23 A) dans la région axiale (ZA), précédemment peu active et dont les cellules sont vacuolisées.

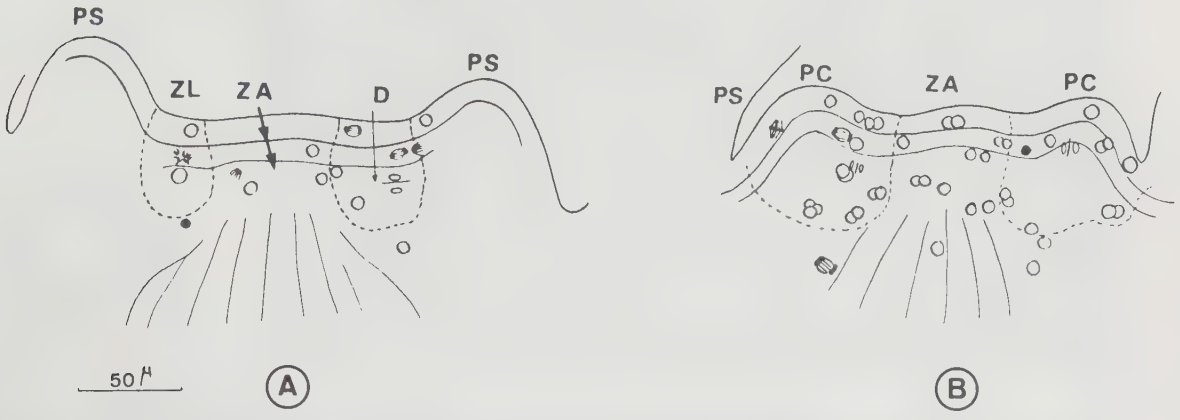
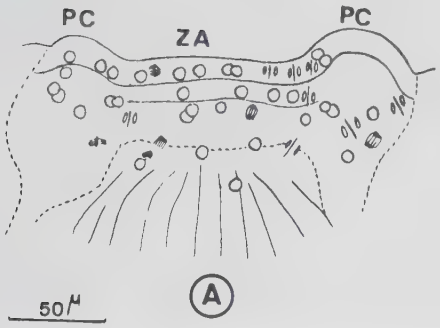


Fig. 22.– Méristème floral. A, Stade de régénération de la zone organogène sub-apicale à l'aisselle des primordiums staminaux, PS ; B, stade d'édification des primordiums carpellaires, PC.

ZA, Zone axiale ; ZL, zone organogène ; D, première division péricline à l'origine de l'initium carpellaire.



L'activité mitotique se traduit par des divisions anticlines dans la tunica et le corpus et s'accompagne d'une dédifférenciation cellulaire nette (diminution d'hydratation et augmentation de la pyroninophilie cytoplasmique) (PL. V, 2b). L'aire méristématique atteint son diamètre maximal ($\geqslant 200\ \mu$) ; les sections sagittales uniformément chromophiles indiquent une forte densité mitotique (fig. 23 A), homogène dans l'ensemble méristématique devenu uniforme ; de nombreuses mitoses périclines et obliques sont, d'autre part, apparentes dans le méristème médullaire (fig. 23 A). Certaines coupes pratiquées suivant des plans longitudinaux intercarpellaires (fig. 23 B) montrent que des mitoses périclines de la deuxième assise de la tunica et du corpus s'effectuent suivant 5 plans radiaires produisant 5 carènes observables dans le stade suivant (PL. V, 4a), origine des 5 futurs septums ovariens.

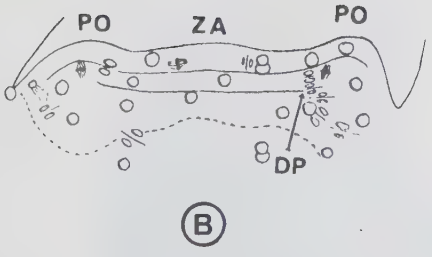


Fig. 23.– Méristème floral : édification de la paroi ovarienne.

A, coupe sagittale passant dans le plan de 2 primordiums carpellaires, PC ; B, coupe sagittale effectuée selon un plan radiaire intercarpellaire. PO, Paroi ovarienne ; DP, division péricline.

PLANCHE V

Ontogénie du gynécée

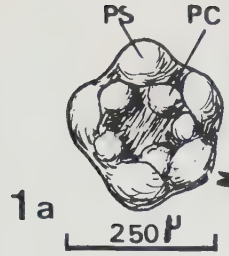
Fig. 1.– Edification des primordiums carpellaires. 1a, Vue apicale du méristème floral ; 1b, coupe sagittale du méristème floral (AFA - BRACHET, X 520).

PS, Primordium staminal ; PC, primordium carpellaire ; ZA, zone apicale axiale différenciée.

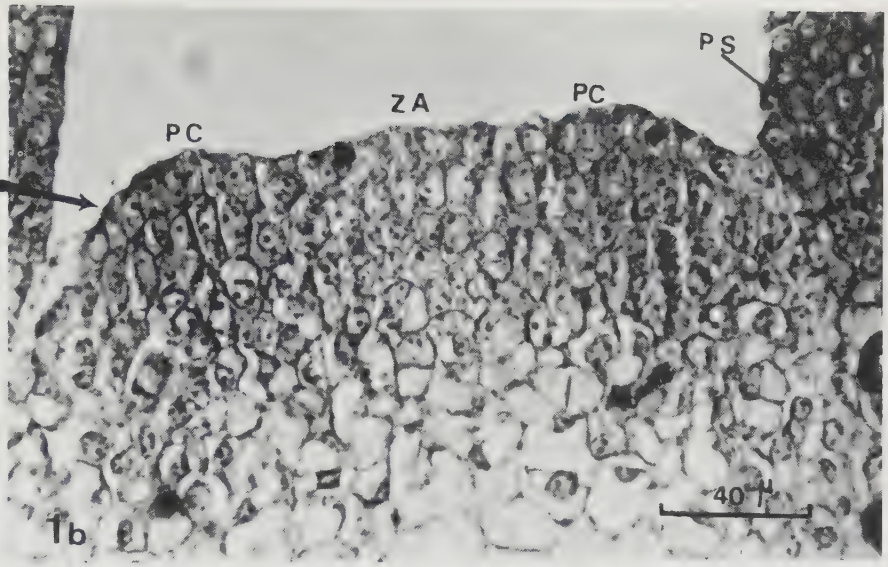
Fig. 2.– Stade légèrement plus avancé. 2a, vue apicale ; 2b, dédifférenciation de la région apicale axiale, ZA (AFA - BRACHET, X 520).

Fig. 3 et 4.– Stades d'édification de la paroi du gynécée, PA, et de la colonne placentaire, C.PL. 4a, Vue apicale du primordium de gynécée ; 4b, coupe sagittale (AFA - BRACHET, X 520).

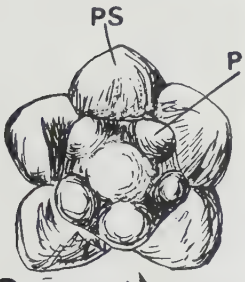
PLANCHE V



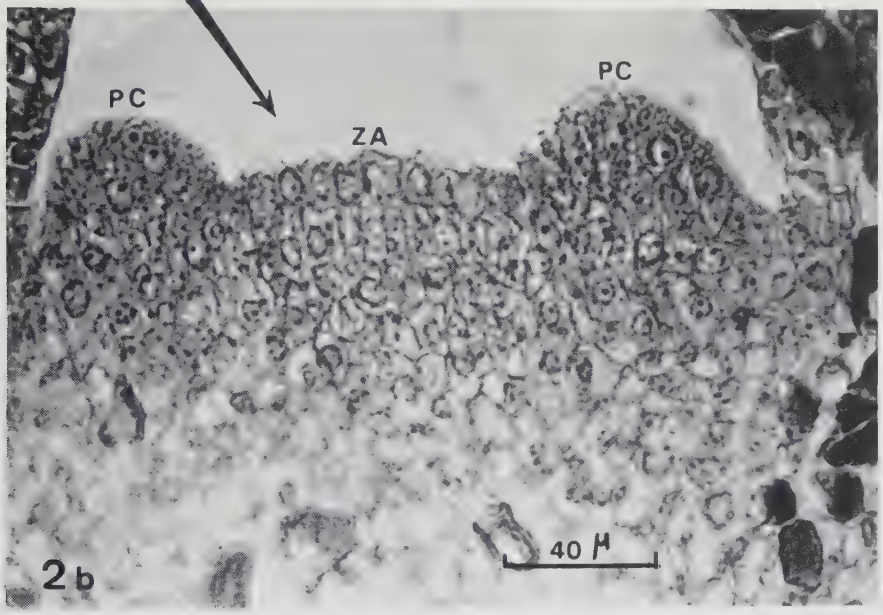
1a



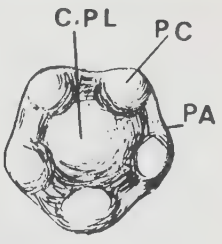
1b



2a

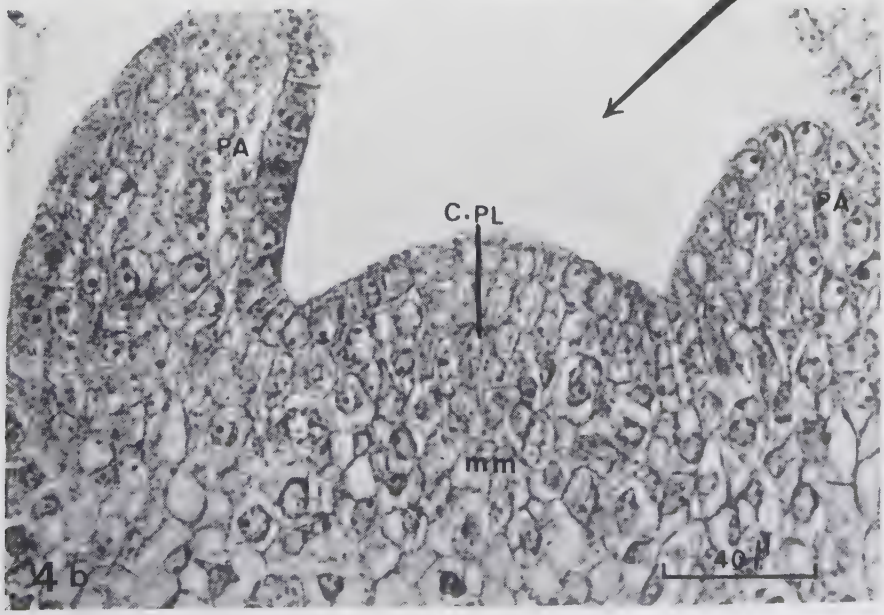


2b



3

4a



4b

La paroi ovarienne, sorte de bourrelet annulaire (PL. V, 3, 4a) dû à la concrescence marginale des primordiums carpellaires élargis, est édifiée par le jeu de mitoses anticlines et périclines localisées dans les diverses assises cellulaires, notamment les assises épidermique et sous-épidermique (fig. 24A).

La région méristématique centrale, en dôme saillant, constitue une calotte uniformément chromophile (PL. V, 4b) de 2 assises tunicales (l'assise sous-épidermique est peu différenciée) et 3 assises de corpus ; le méristème médullaire sous-jacent, bien développé (8 à 10 files cellulaires), est le siège d'une activité mitotique péricline intense ; dans ces diverses régions s'effectuent des mitoses anticlines (tunica) et périclines obliques (corpus) responsables de la croissance et de l'élargissement du dôme méristématique ainsi que du méristème médullaire (fig. 24A, B). Quelques cellules procambiales sont apparentes, à ce stade, dans la région médiane basale des ébauches carpellaires (fig. 25 A) ; la deuxième assise tunicale ne se distingue plus des assises du corpus. En section transversale (fig. 25 B) la structure histologique du gynécée est encore homogène, les septums sont constitués de 2 assises épidermiques et une ou 2 assises intermédiaires de cellules semblables à celles de la colonne centrale.

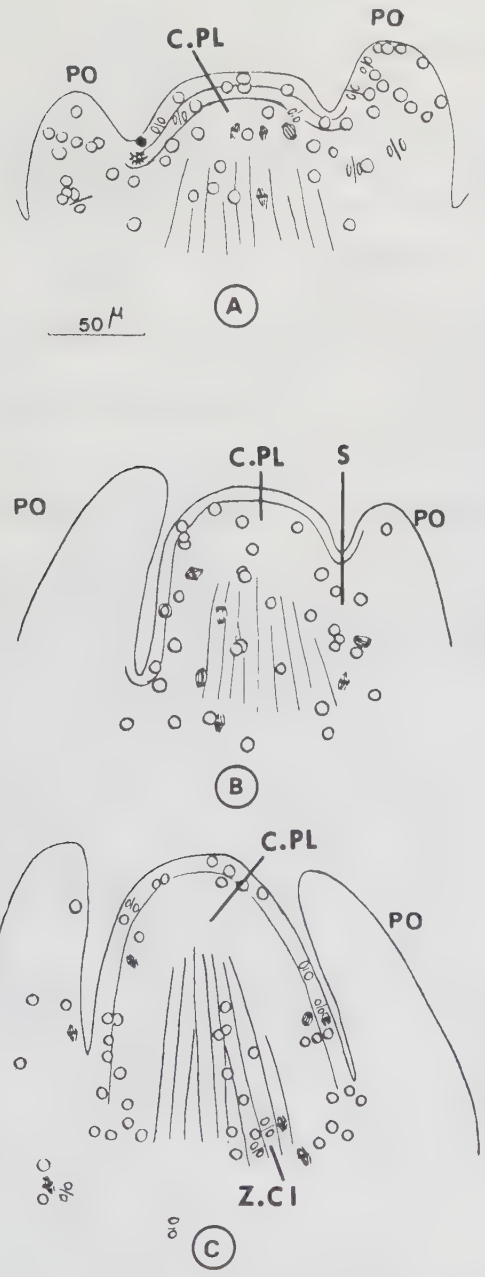


Fig. 24.– Stades d'édification de la paroi ovarienne, PO, et de la colonne placentaire, C.PL, (explications dans le texte).
S, Septum ovarien.

Les figures 1 et 2 de la planche VI représentent un stade de développement plus avancé ; on remarque les 5 septums et le dôme méristématique central (PL. VI, 1a et 2a). La paroi, accrue par l'activité de cellules apicales (fig. 26), acquiert une histologie qui se différencie en régions abaxiale et adaxiale. Dans le dôme central la répartition mitotique est toujours homogène (fig. 24 B).

Le stade suivant est caractérisé par un accroissement notable de la paroi carpellaire et du dôme méristématique central à la base duquel une forte densité mitotique permet de localiser une zone de croissance intercalaire (fig. 24 C, 26) ; le dôme méristématique (calotte chromophile trisériée, PL. VI, 2b) montre localement quelques divisions sous-épidermiques périclines

Légende des Figures 25 à 28

Coupes longitudinales et transversales pratiquées à différents stades du développement du gynécée.

Fig. 25.– A, Edification de la colonne placentaire, C.PL, et différenciation du faisceau carpellaire procambial, F.PR ; B, portion de gynécée coupé transversalement, son histologie est homogène.

S, Septum ovarien ; PO, paroi ovarienne.

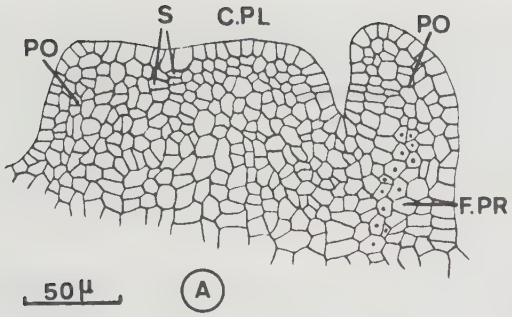
Fig. 26.– Apparition de la zone de croissance intercalaire, Z.CI, et différenciation de la paroi, PO.

P.ad, Parenchyme carpellaire adaxial ; P.ab, parenchyme carpellaire abaxial ; CA, cellules apicales.

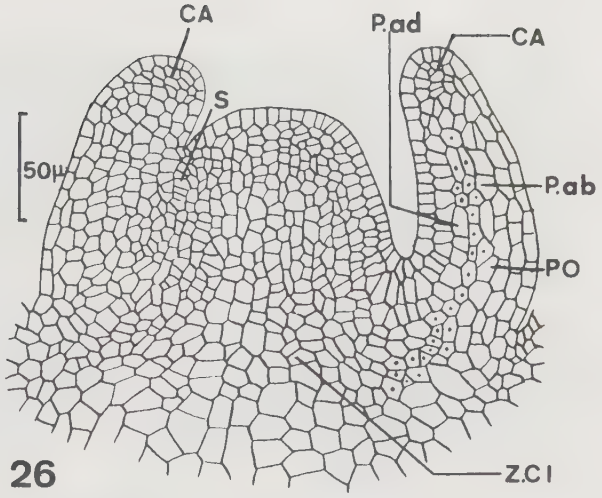
Fig. 27.– Des divisions périclines sous-épidermiques, D, sont à l'origine des initiums ovulaires.

Fig. 28.– A, Le canal stylaire se rétrécit par fermeture de la paroi ; B, coupe transversale montrant un primordium ovulaire, OV.

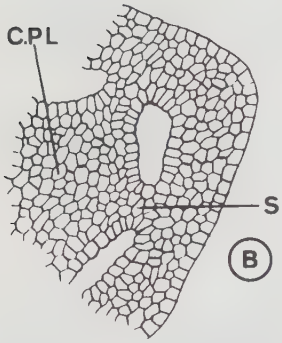
F.PR, Faisceau procambial.

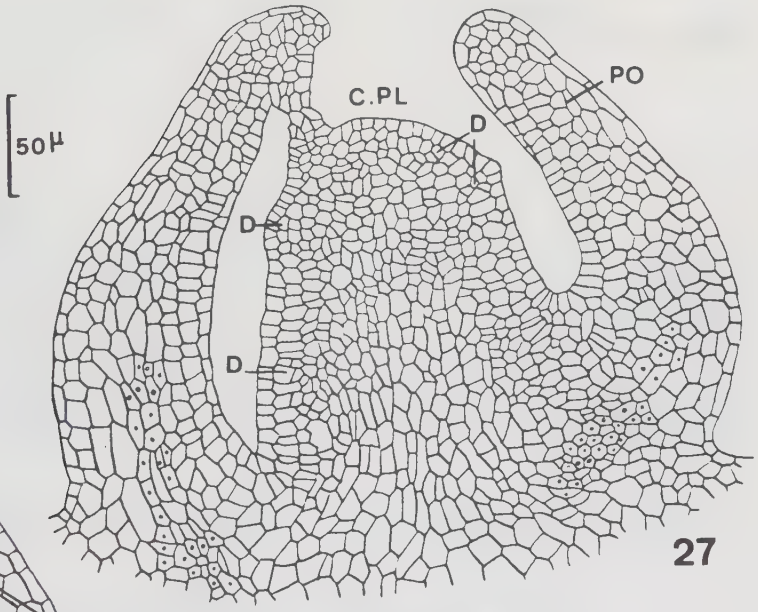

S
C.PL
PO
PO
F.PR
50µ
A

25

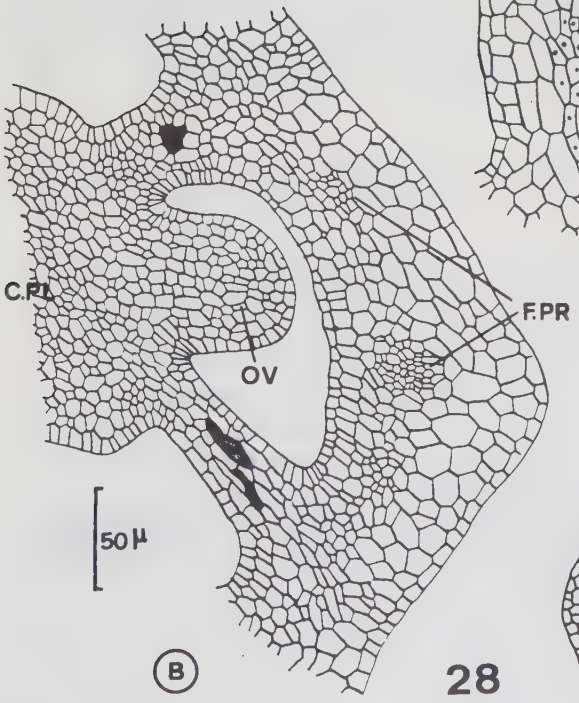

CA
P.ad
CA
S
50µ
P.ab
PO
Z.C.I

26

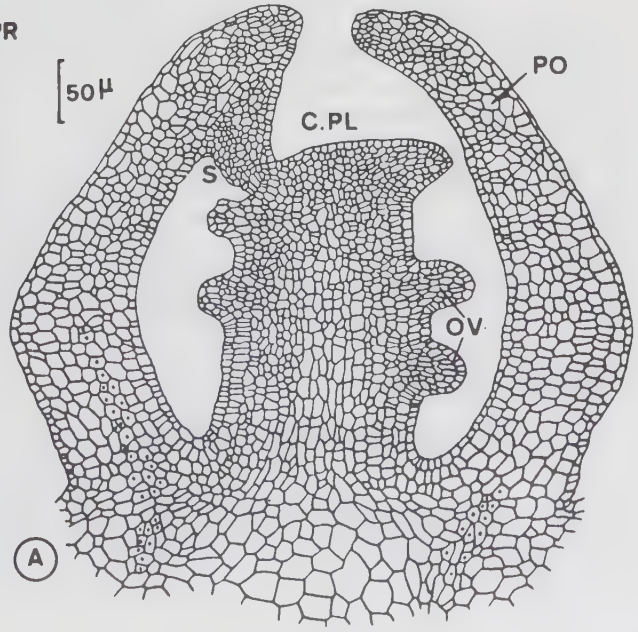

C.PL
S
B


50µ
C.PL
PO
D
D
D

27


C.PL
F.PR
OV
50µ
B

28


50µ
PO
C.PL
S
OV
A

qui préparent l'initiation d'ovules (fig. 27). Le canal stylaire, encore béant, se rétrécit par croissance différentielle et fermeture progressive de la paroi carpellaire (PL. VI, 2a et 3a). Les primordiums ovulaires apparaissent sur le dôme axial constituant la colonne placentaire (fig. 28 A), séparés par des zones parenchymateuses peu chromophiles (PL. VI, 3b). Il faut remarquer que les ovules d'une même loge sont disposés suivant une orthostique [ultérieurement, par croissance différentielle, les funicules apparaîtront disposés selon une ligne brisée (fig. 18 B)].

A un stade légèrement plus avancé (fig. 28 B), la paroi ovarienne est caractérisée par un mésophylle hétérogène où se distinguent les faisceaux procambiaux ; une lyse cellulaire dans la région médiane des septums, poursuivie au cours de la maturation du gynécée, détermine la fragilité et parfois la rupture des cloisons.

L'apparition des cordons procambiaux ovulaires se produira beaucoup plus tardivement et corrélativement à la différenciation du premier tégument.

Résumé

Les différentes parties du gynécée sont initiées à partir de zones organogènes distinctes du méristème floral. Les primordiums carpellaires apparaissent dans les zones latérales (anneau initial floral) à la manière d'organes foliaires gamophylles, la colonne placentaire est issue de la dédifférenciation et de la reprise d'activité dans la zone apicale axiale, jusqu'alors inactive (méristème d'attente de BUVAT) et de la prolifération cellulaire du méristème médullaire ; elle représente la portion ultime de l'axe floral. Les septums ovariens sont initiés à la périphérie de la zone apicale axiale comme de simples excroissances radiaires intercarpellaires.

D/ Tératologie

Notre étude des différentes catégories florales a montré des variations spontanées de l'organisation du gynécée. Les principales anomalies ont été observées en conditions de culture naturelles (jardin ou serres éclairées par la lumière du jour) chez les fleurs terminales et latérales - solitaires ; certaines sont relatives à la constitution de la paroi : anomalies de suture carpellaire, remplacement d'un ou plusieurs carpelles par des pièces ambivalentes ou par de véritables étamines ; d'autres sont relatives à la croissance de l'axe floral ; la colonne placentaire, en effet, poursuit dans certains cas, sa croissance, et porte, au-dessus des ovules, des proliférations florales ou inflorescentielles, phénomènes constituant les anomalies de croissance apiculaire, selon la terminologie de VUILLEMIN (243).

a) Anomalies de la paroi

- Suture carpellaire anormale

Ce type d'anomalie s'observe sur des gynécées clos ou incomplètement clos ; la figure 29 A en montre un exemple ; les marges de 2 carpelles ad-

jacents (C_2, C_3) constituées d'un parenchyme lacuneux de petites cellules, sont partiellement libres et repliées vers la face abaxiale ; une connation submarginale unit les parenchymes abaxiaux des 2 carpelles voisins (fig. 29 B).

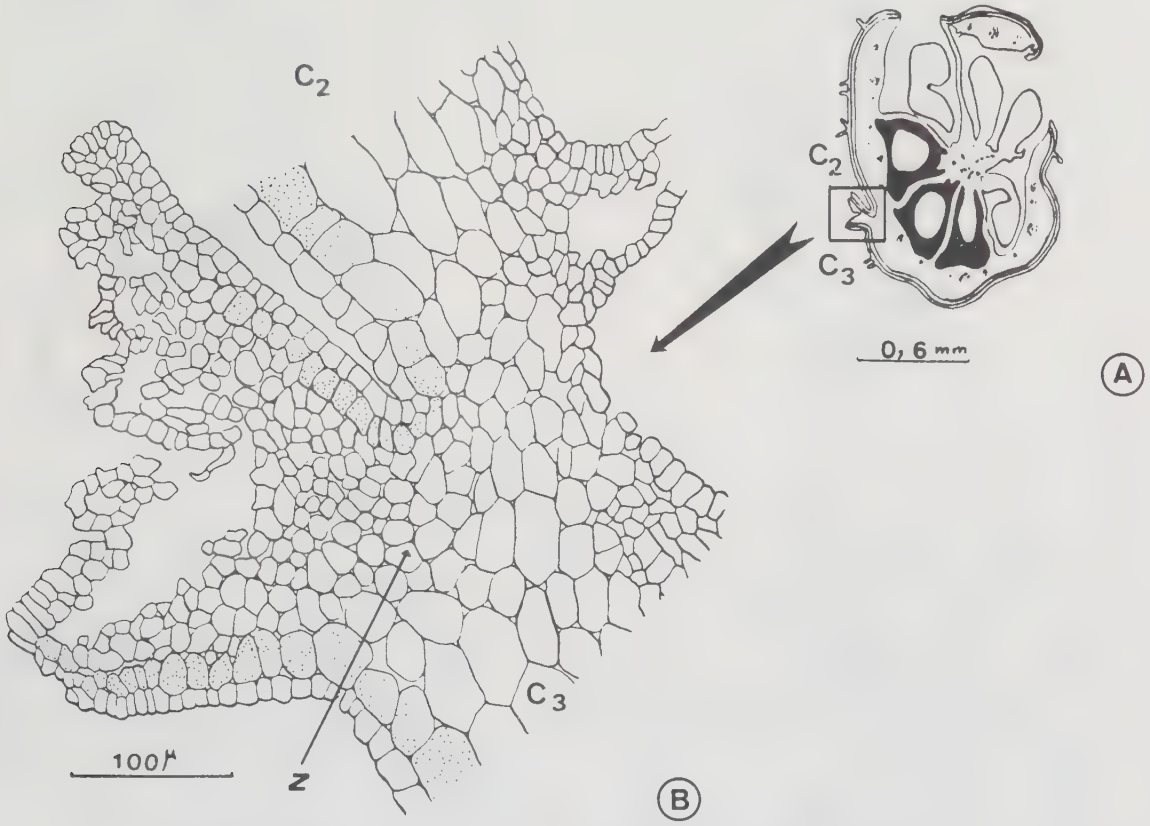


Fig. 29.– A, Coupe histologique transversale de la région ovarienne d'un gynécée présentant une anomalie de suture carpellaire ; B, détail histologique.

Z, Adnation des parenchymes abaxiaux.

- *Absence de suture carpellaire*

Figure 30.– Gynécée gymnosperme constitué de 2 carpelles connés par une de leurs marges et 3 carpelles partiellement libres, terminés par des lobes stigmatiques irréguliers ; les ovules sont visibles par les fentes longitudinales commissurales. Les coupes transversales sériées montrent que les carpelles (C_1), (C_2), (C_3), réunis à la colonne placentaire par un ou 2 septums adaxiaux, submarginaux, membraneux, présentent des marges libres repliées ou non vers la face abaxiale (fig. 30 B, C). Dans ce gynécée, la colonne placentaire porte 5 rangées de 1 ou 2 ovules, situées dans une loge ovarienne normalement close (carpelles C_4 et C_5), ou encore partiellement mises à nu et incomplètement protégées par les carpelles libres (C_1) à (C_3).

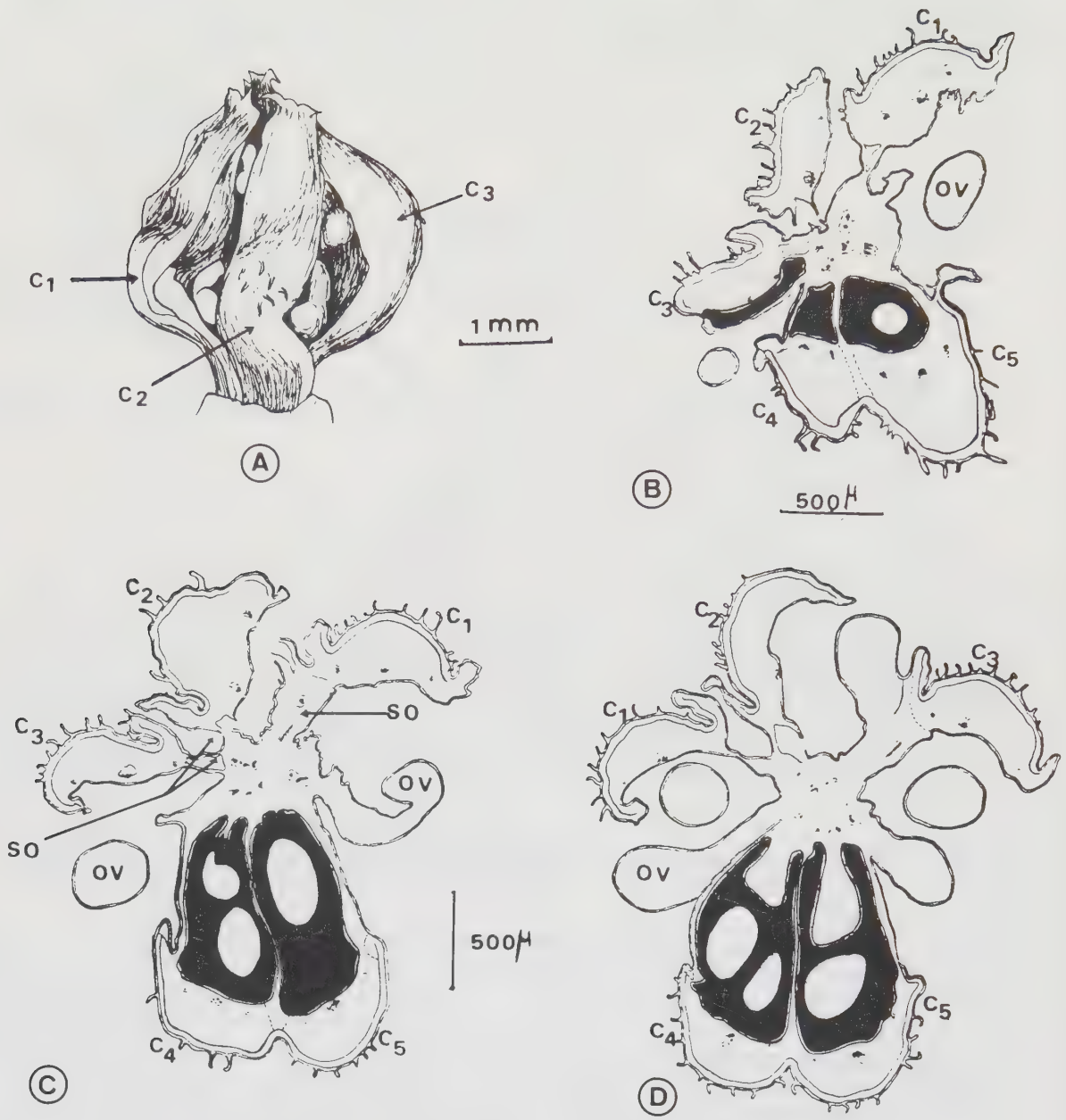


Fig. 30.– Gynécée gymnosperme. A, Morphologie externe ; B à D, coupes histologiques pratiquées à différents niveaux.

C_1 à C_3, Carpelles libres ; C_4, C_5, carpelles connés constituant deux loges ovariennes closes ; SO, septum ovarien ; OV, ovules.

- *Carpelles à caractères staminaux*

Figure 31.- Gynécée composé d'un carpelle normal (C_5), de 2 pièces hermaphrodites (CS_1) et (CS_2) et de 3 étamines typiques (E_1 à E_3) ; les pièces (CS_1) et (CS_2), terminées par un lobe stigmatique, portent latéralement dans la région stylaire libre (fig. 31 A, D et E) 1 ou 2 sacs polliniques fertiles ; une pièce carpelloïde interne (PC) est insérée obliquement entre les étamines (E_1 et E_2), occupant l'emplacement d'un septum (fig. 31 C, D) ; ce gynécée syncarpe et hexaloculaire à la base (fig. 31 B) est ouvert dans sa partie médiane (fig. 31 C) contenant 7 ovules séparés par des septums délaminés ou déchirés.

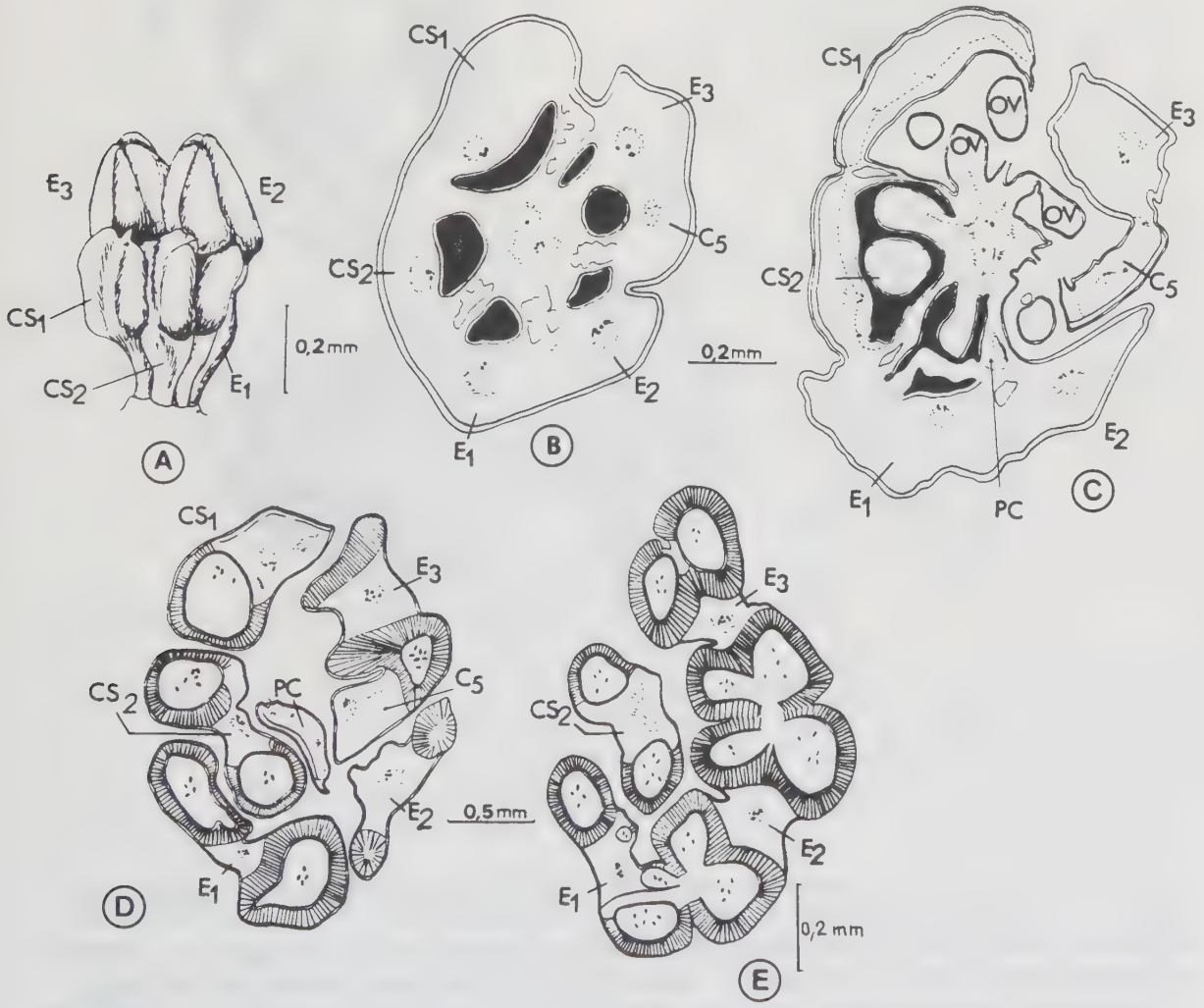


Fig. 31.- Gynécée tératologique. A, Morphologie externe ; B à E, coupes histologiques transversales pratiquées à différents niveaux.

- *Etamines occupant l'emplacement de carpelles*

Figure 32.– Gynécée syncarpe composé de 4 carpelles et 1 étamine complète (E) à anthère déhiscente dans le canal stylaire (fig. 32 A, B, C, D) ; la colonne placentaire porte 21 ovules normaux distribués dans les 5 loges ovariennes.

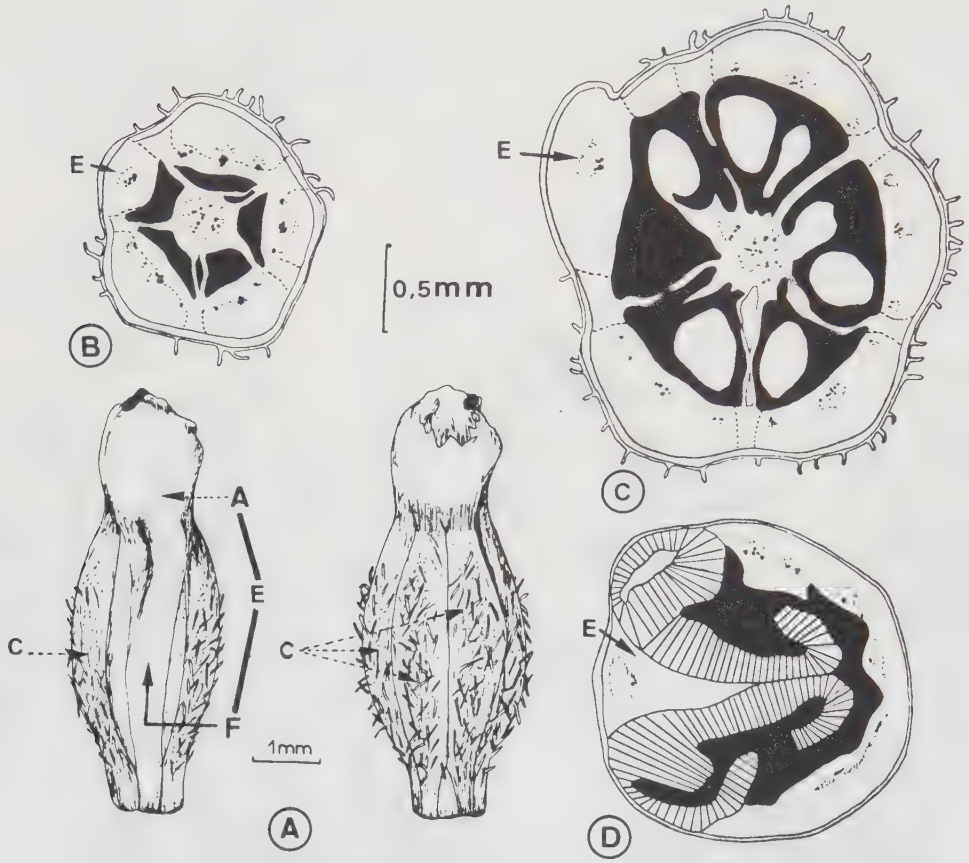


Fig. 32.– Gynécée tératologique. Une étamine, E, occupe l'emplacement d'un carpelle.
A, Anthère ; F, filet ; C, carpelle.

Figure 33.– Gynécée composé d'une pièce anormale (CS_1) portant une demi-anthère fertile sur la marge stylaire droite et de 4 étamines complètes (E_1), (E_2), (E_3), (E_4), disposées sur le même verticille (fig. 33 B, C) ; 2 petits carpelles connés par une de leurs marges, (C_1) et (C_2), sont situés sur un verticille interne en alternance avec les étamines (E_1) et (E_4) (fig. 33 C) ; la région basale de cet ensemble pluriloculaire (fig. 33 B, C) contient 16 ovules insérés sur la colonne placentaire normalement constituée.

Dans certains cas (fig. 63) ce sont des étamines fertiles et connées qui occupent l'emplacement des carpelles et cependant la colonne placentaire normale porte des ovules normalement distribués.

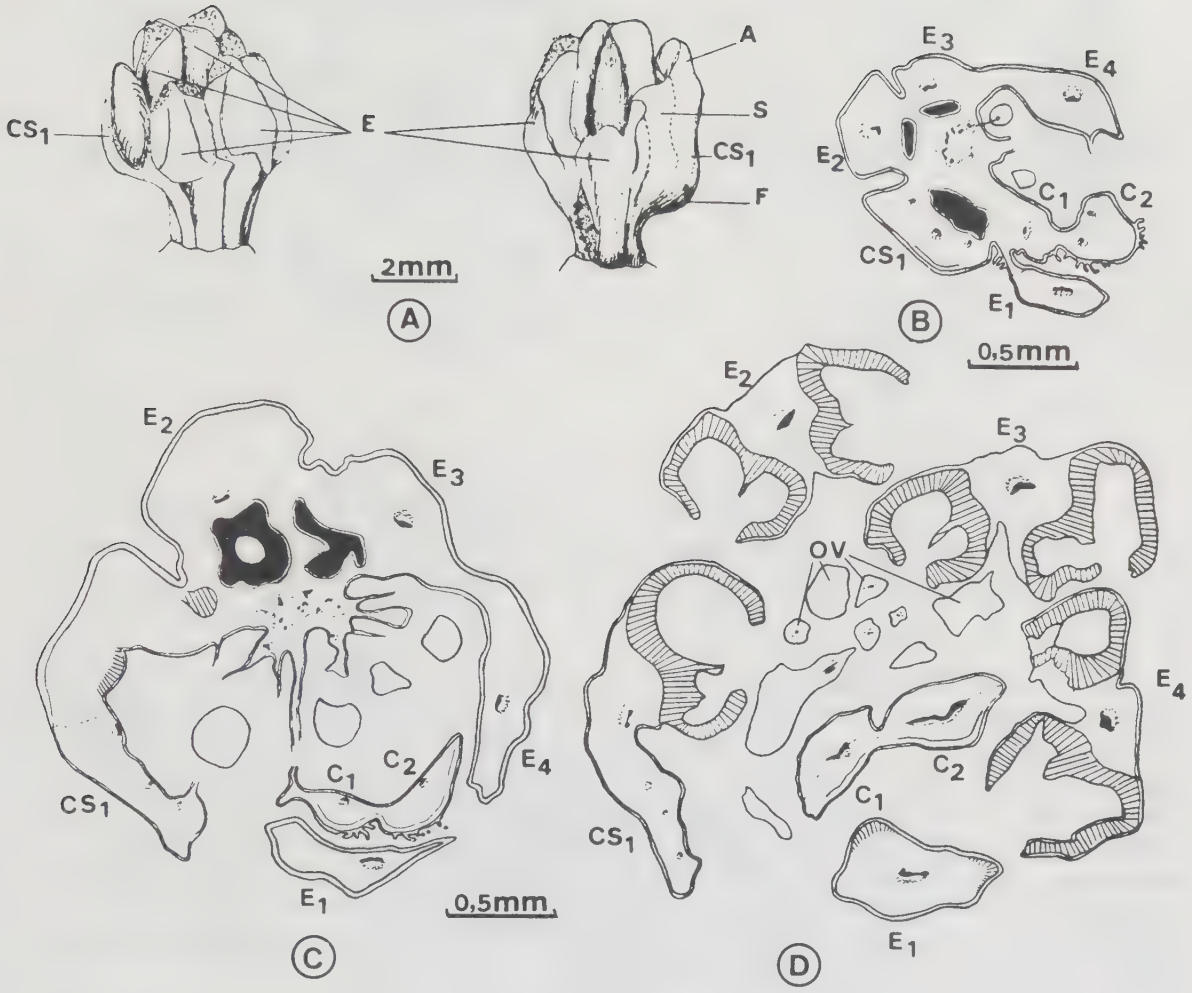


Fig.33.– Gynécée tératologique.

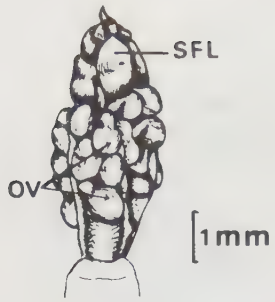
- *Pièces foliaires occupant l'emplacement de carpelles*

Elles seront décrites dans le chapitre consacré à l'étude physiologique de la floraison, page 98 .

b) Anomalies de la croissance apiculaire

Spontanément dans la nature, lorsque les jours deviennent courts ou expérimentalement (p. 89 à 93), la colonne placentaire centrale stérile ou fertile porte des ovules normaux ou anormaux plus ou moins dressés et réduits (fig. 34) et se termine de diverses manières :

a) prolifération florale constituant une surfleur unique, dont la composition peut être très variable (apérianthée, hermaphrodite, unisexuée),



b) prolifération inflorescentielle très contractée,

c) prolifération végétative.

Nous examinerons seulement quelques exemples de ces différents cas.

Fig. 34.– Colonne placentaire isolée portant une surfleur, S.FL, à sa partie distale. OV, Ovules.

- *Proliférations florales*

Figure 34.– Colonne placentaire issue d'un gynécée d'apparence normale, syncarpe et pentamère ; on distingue vers la base des ovules normaux apotropes pendants, puis au sommet une fleur surnuméraire terminale dépourvue de calice et unisexuée mâle.

Figure 35.– Gynécée (GY_1) largement ouvert dans la région stylaire et entouré d'un verticille staminal (ST) (fig. 35 A). La paroi anormale de ce gynécée provient de la réunion d'un carpelle (C_1) et de 4 carpelles (C.ST) portant latéralement 1 ou 2 sacs polliniques (fig. 35 B, D, E) ; la région ovarienne dépourvue d'ovules (fig. 35 B) renferme une colonne centrale libre (C.PL) terminée par une surfleur apérianthée (fig. 35 C, D, E). La surfleur (fig. 35 C) est composée de 6 étamines (E'_1 à E'_6) plus ou moins adhérentes et d'un gynécée de second ordre hexamère (GY.2) dont la colonne placentaire porte des ovules rudimentaires (fig. 35 D) ; le carpelle (CS_6) de ce gynécée est pourvu de 2 sacs polliniques marginaux (fig. 35 D).

- *Proliférations inflorescentielles*

Figure 36.– La colonne placentaire axiale est devenue libre par rupture de la paroi et des septums ; nue à la base, elle porte, dans la région distale, une douzaine d'ovules anormaux réduits, dressés ou pendants et une énorme synanthie triflore à l'intérieur d'un calice commun.

Figure 37.– Le diagramme représente le gynécée d'une fleur latérale dont la colonne placentaire déformée porte dans sa partie terminale ramifiée, d'une part, un bouquet d'ovules anormaux groupés dans la région postérieure, d'autre part, 3 surfleurs très comprimées, dont la masse déborde partiellement par une fente antérieure intercarpellaire. Les surfleurs hermaphrodites présentent un plan floral variable et un gynécée complexe.

a) Surfleur (SFL_1).– Calice trimère (1 sépale est dépourvu d'éperon), corolle bicyclique, androcée spiralé, gynécée gymnosperme dont les carpelles sont normaux ou portent des caractères staminaux ; la colonne placentaire porte soit des ovules, soit de petits bourgeons floraux.

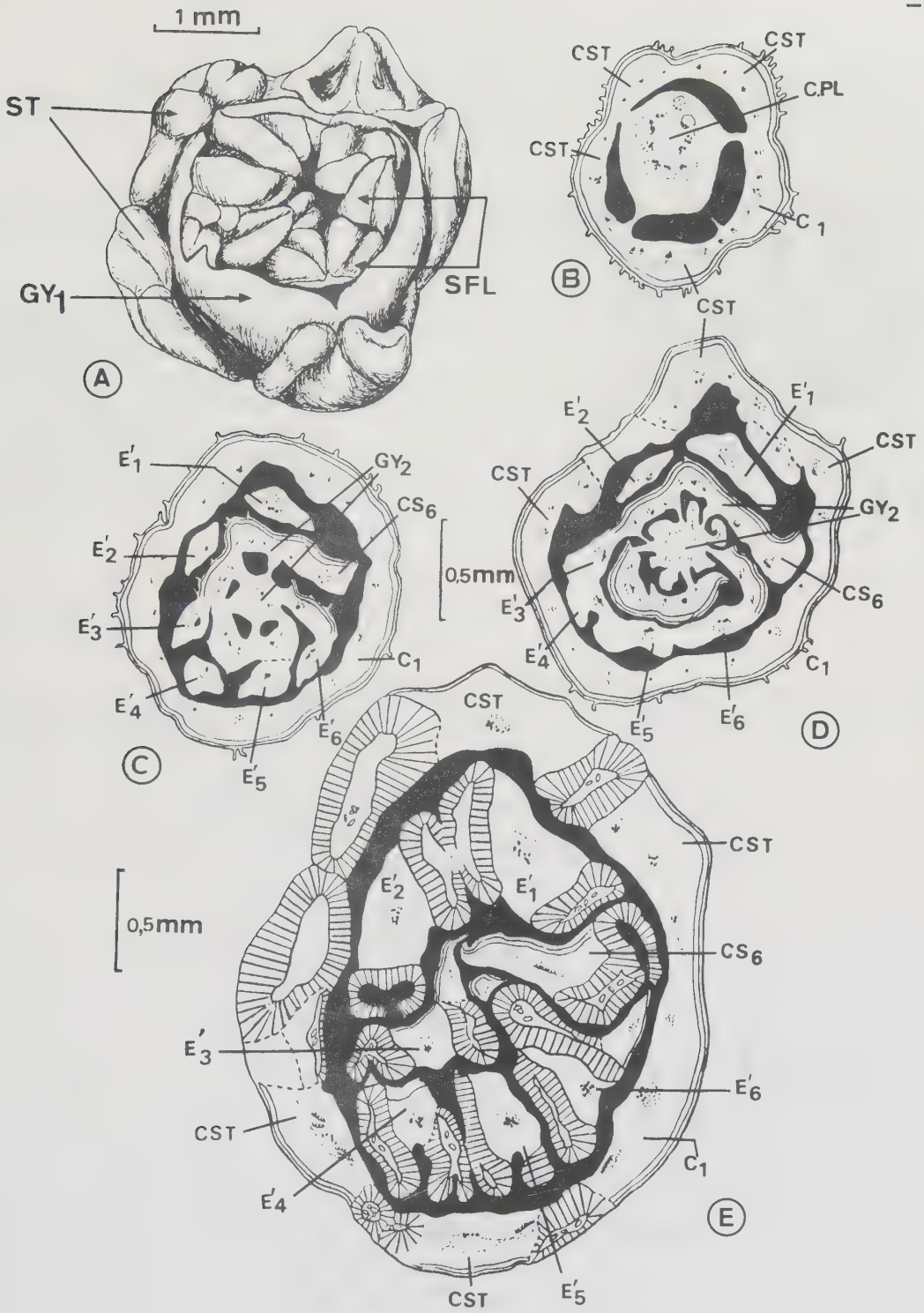


Fig. 35.– A, Gynécée tératologique, GY_1, protégé par le verticille staminal ST ; la région stylaire béante laisse apparaître une surfleur, S. FL, réduite à l'androcée et au gynécée ; B à E, coupes transversales pratiquées à différents niveaux ; colonne centrale, C. PL, dépourvue d'ovules et dont la partie distale porte les étamines E'_1 à E'_6 et le gynécée, GY_2, de la surfleur ; l'un des carpelles, CS_6, du gynécée de second ordre, porte 2 sacs polliniques.

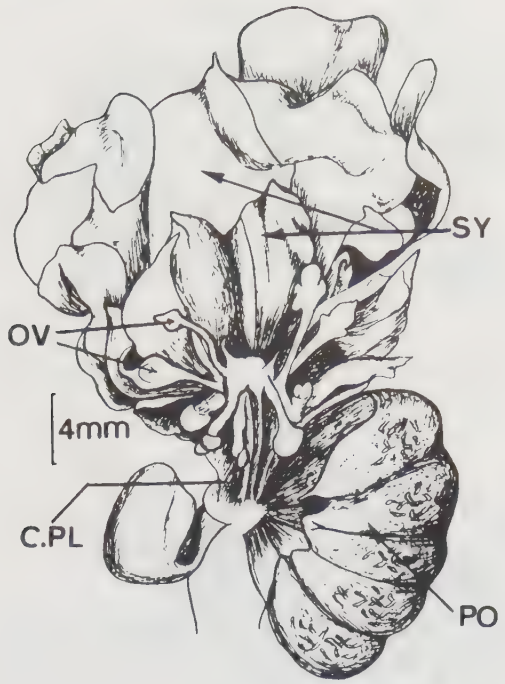


Fig. 36.– La paroi du gynécée, PO, a éclaté sous la pression de la prolifération qu'elle contient. La colonne placentaire, C.PL, porte un bouquet d'ovules anormaux et stériles, OV, puis une synanthie, SY, terminale triflore.

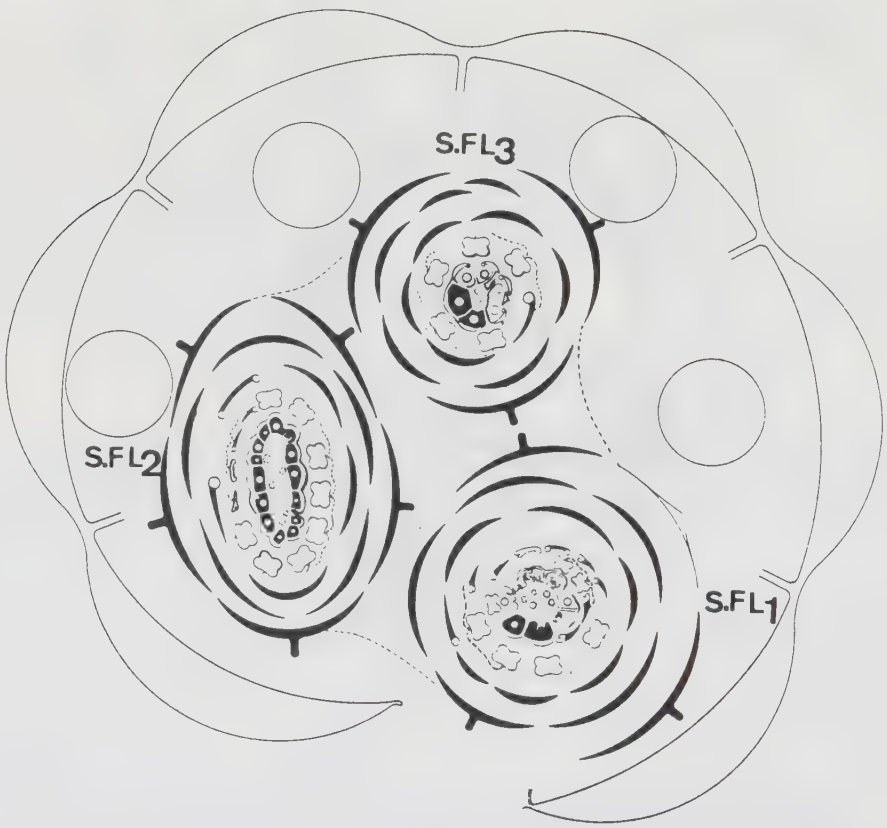


Fig. 37.– Diagramme d'un gynécée dont la colonne placentaire se termine par 3 surfleurs hermaphrodites, S.FL, (explications dans le texte, p. 74).

b) Surfleur (SFL_3).– Calice trimère, corolle et androcée acycliques, gynécée gymnosperme heptamère (2 carpelles normaux et 5 pièces hermaphrodites).

Remarquons que la colonne placentaire du gynécée de chaque surfleur est prolifère et se termine par de petits massifs méristématiques indifférenciés.

Nous verrons plus loin que la culture en jour court photoinducteur est à l'origine de proliférations inflorescentielles qui peuvent être extrêmement complexes.

- *Proliférations végétatives*

Elles sont obtenues expérimentalement par culture en jour court (8 heures ou 10 heures) suivi de conditions dyspériodiques (jour très long de 18 heures) ; 2 cas se présentent :

a) le gynécée est réduit à un ensemble de pièces foliacées libres entourant un axe central court, porteur de quelques ovules et terminé par un bourgeon végétatif,

b) le gynécée est normalement constitué mais la colonne placentaire porte des ovules dans sa région moyenne puis un bouquet de feuilles dans sa région distale.

Ces exemples seront décrits de façon détaillée dans la troisième partie, chapitre V, pages 98 à 101.

,,,,,,,,,

PLANCHE VI

Ontogénie du gynécée (suite)

Fig. 1.– a, Jeune gynécée encore ouvert, vue apicale ; b, coupe cytohistologique (AFA - BRACHET, X 520).

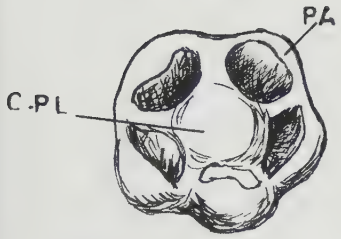
TU, Tunica ; C, corpus ; mm, méristème médullaire ; PA, paroi ; C.PL, colonne placentaire.

Fig. 2.– Stade plus avancé. a, Vue apicale ; b, coupe histologique ; l'assise tunicale, TU, et le corpus, C, constituent une zone plus chromophile (SERRA - Safranine, bleu d'aniline, X 180).

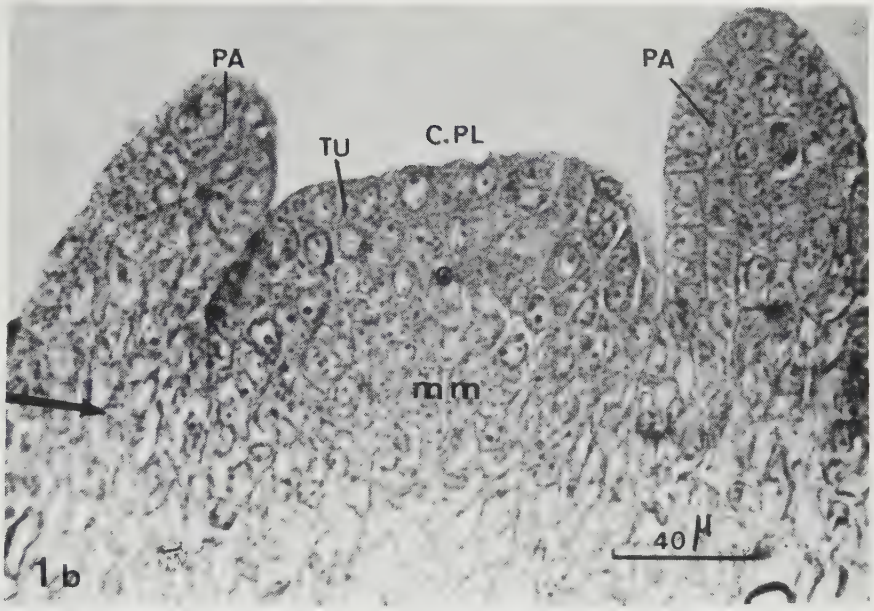
Fig. 3.– Stade plus avancé. a, Vue apicale ; b, coupe histologique (SERRA - Safranine, bleu d'aniline, X 220).

OV, Ovules ; SO, septum ovarien ; PA, paroi.

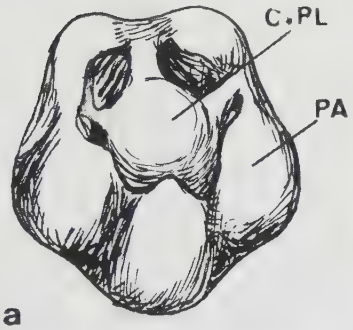
PLANCHE VI



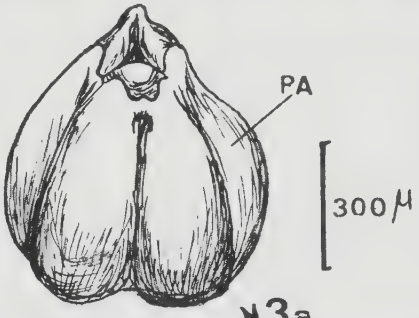
1a



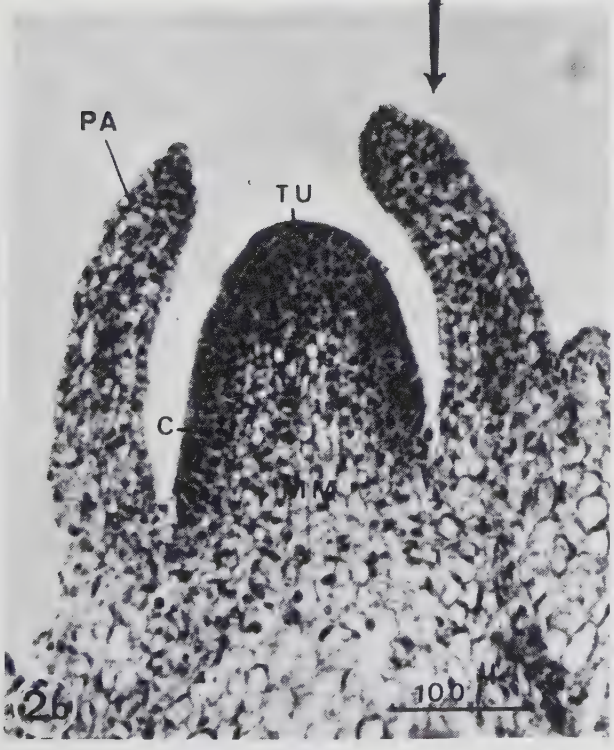
1b



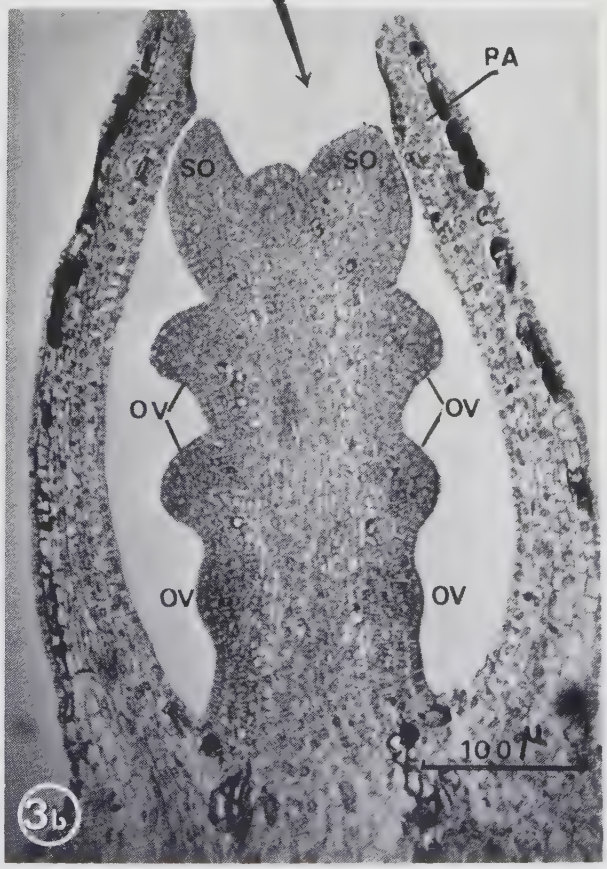
2a



3a



2b



3b

TROISIEME PARTIE

PHYSIOLOGIE DE LA FLORAISON

CHAPITRE V

INFLUENCE DE LA PHOTOPERIODE

VARIATIONS DE LA MORPHOGENESE

L'observation de fleurs normalement prolifères, plus abondantes à la fin de l'été, quand les jours deviennent courts, nous a fait penser que la variété horticulturale qui nous intéresse pourrait bien être sensible à la photopériode. Afin d'analyser les conditions photopériodiques responsables de ces anomalies, nous avons réalisé plusieurs essais de culture en éclairement artificiel :

a) culture en jour continu,

b) culture en jour long (héméropériode de 16 heures ou de 18 heures, nyctipériode de 8 heures ou de 6 heures),

c) culture en jour court (héméropériode de 8 heures ou de 10 heures, nyctipériode de 16 heures ou de 14 heures),

d) culture en jour court (héméropériode de 10 heures) pendant des durées variables, suivie de culture en jour continu *.

Le jour continu ou le jour long (héméropériode de 18 heures) ont constitué des conditions dyspériodiques, le jour court de 8 heures ou de 10 heures des conditions eupériodiques **.

1. CONDITIONS DE CULTURE DYSPERIODIQUES

L'axe des plantes cultivées en jour continu ou en jour long (héméropériode de 18 heures, nyctipériode de 6 heures) demeure végétatif durant 6 à 8 mois, porte plus de 100 feuilles axillant chacune un rameau secondaire végétatif peu ou pas développé et se termine par une très courte portion florifère, parfois par une fleur stérile dont la corolle est pléiomère.

---

* Des conditions expérimentales, mettant en évidence le rôle du phytochrome, impliqueraient une culture complémentaire en jour court prolongé par un appoint non photosynthétique mais équivalent au jour long quant à l'état du phytochrome ; elles seront réalisées au cours d'un travail ultérieur.

** La définition des termes relatifs au photopériodisme a été précisée par CHOUARD (57).

La disposition des feuilles sur la tige est alterne sauf en ce qui concerne les 2 premières feuilles épicotylées qui sont opposées. Le développement de la tige sur un plan met en évidence 2 types de disposition phyllotaxique : l'une à enroulement senestre, l'autre à enroulement dextre, ces 2 possibilités se produisant avec la même fréquence.

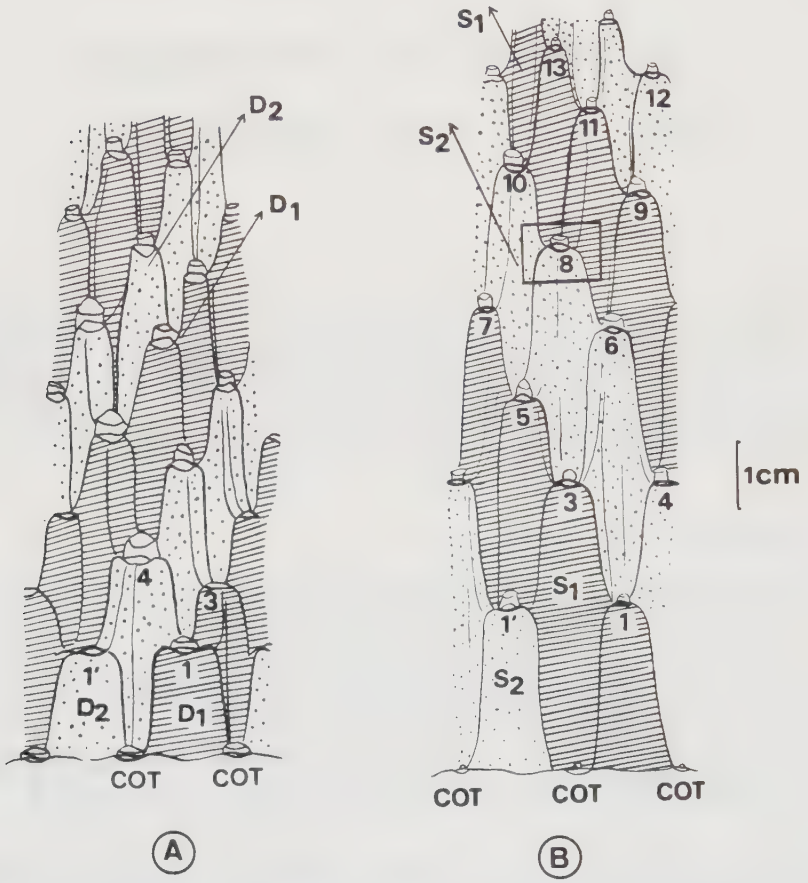


Fig. 38.– Schémas phyllotaxiques de plantes cultivées en conditions dyspériodiques ; A, deux hélices foliaires dextres ; B, deux hélices senestres.

Figure 38 A.– Dans la partie basale de la tige, la loi de contiguité des segments foliaires (PLANTEFOL, 192) permet de tracer, à partir des cotylédons, 2 parastiques de contact dextres (D_1) et (D_2), l'une a été représentée par un pointillé, l'autre par des traits obliques. Les segments foliaires d'une même hélice se chevauchent jusqu'aux derniers primordiums foliaires. Une arythmie temporaire des centres générateurs est intervenue après initiation des feuilles épicotylées, 1 et 1' ; les segments foliaires 3 et 4 sont de longueur inégale.

Figure 38 B.– Deux parastiques de contact senestres (S_1) et (S_2) ont pour origine les 2 cotylédons. Le fonctionnement méristématique maintient ce type de disposition jusqu'à l'apex de la tige. Une légère arythmie des centres

générateurs est intervenue après initiation des feuilles épicotylées 3 et 4 (les segments foliaires 5 et 6 sont de longueur inégale).

D'autres interprétations phyllotaxiques peuvent être proposées. Nous avons admis, dans ces deux exemples, la plus grande simplicité, considérant comme LOISEAU, dans le cas de Balsamines cultivées en conditions naturelles, que les tiges présentent le plus petit nombre possible d'hélices foliaires (160).

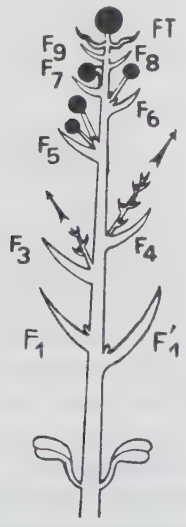
Les exemples étudiés montrent que des contacts existent entre segments foliaires appartenant à des hélices différentes. Considérons la feuille 8 encadrée sur le schéma (fig. 38 B) ; si l'on admet que le segment 8 est situé sur une hélice sinistrorse (S_2) il est en contact par son bord anodique (bord gauche) avec le segment supérieur 10 de la même hélice (S_2), par son bord cathodique (bord droit) et par sa partie médiane avec les segments supérieurs 11 et 13 de l'hélice voisine (S_1) ; un segment foliaire de position inférieure est normalement en contiguité avec 3 segments de position supérieure appartenant à 2 hélices foliaires différentes. Ce caractère permettra d'identifier, ultérieurement, certaines anomalies phyllotaxiques expérimentalement provoquées.

2. CULTURE EN JOUR COURT EUPERIODIQUE

Elle est à l'origine d'un appareil végétatif réduit et d'une floraison précoce s'effectuant deux mois après le semis (2 mois 1/2 à 3 mois, en conditions de culture naturelles) ; elle détermine la stérilisation des ovules ou leur transformation en pièces sépaloïdes, pétaloïdes, carpelloïdes et la formation de surfleurs.

A/ Appareil reproducteur

L'appareil végétatif, du même type que celui qui a été décrit en conditions de culture naturelles, est réduit (8 à 10 feuilles normales disposées selon deux hélices foliaires à enroulement dextrorse ou sinistrorse). De la base de la tige vers l'apex (fig. 39) on remarque plusieurs types de formations axillaires :



- des bourgeons dont le développement s'effectue rarement,

- des rameaux secondaires florifères qui se développent et fleurissent tardivement (cinq mois après le semis),

- de petites grappes secondaires contractées situées aux aisselles des feuilles F_5 ou F_6,

- des fleurs latérales solitaires dont le pédoncule est concrescent avec la tige (F_6 ou F_7). Le plan des trois types floraux est comparable à celui qui a été observé en conditions de culture naturelles ; la fleur terminale présente, cependant, un nombre réduit de pétales. Le gynécée renferme des ovules anormaux ou des pièces florales.

Fig. 39.– Schéma de l'Impatiens Balsamina, cult. "Buisson fleuri", cultivée en jour court photoinducteur.
F, Feuilles ; FT, feuilles de transition.

B/ Phyllotaxie

L'étude de la disposition des pièces foliaires et florales a été réalisée à partir de coupes transversales d'apex de tiges.

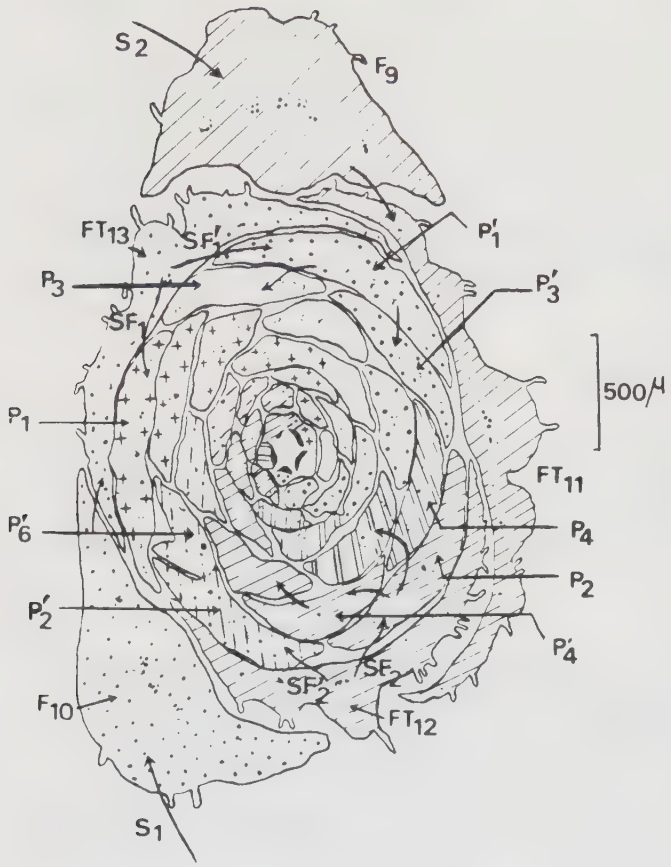


Fig. 40.– Diagramme phyllotaxique montrant la continuité entre hélices foliaires (tige) et hélices florales (fleur terminale). F, Feuilles ; FT, feuilles de transition ; P, pétales ; S, hélices foliaires senestres ; SF, hélices florales senestres.

Figure 40.– Les deux dernières feuilles de feuillage (F_9) et (F_{10}) ont été conservées lors du prélèvement de l'apex ainsi que les trois feuilles de transition (FT_{11}), (FT_{12}), (FT_{13}), les pétales, les staminodes, les étamines et les carpelles. La feuille de transition (FT_{13}), chevauchée par la feuille végétative (F_{10}), représente la dernière pièce foliacée de l'hélice senestre (S_1) (pièces représentées par un pointillé) ; les pétales (P_1) et (P'_1), chevauchés par la feuille de transition (FT_{13}), sont issus du dédoublement du centre générateur de l'hélice (S_1) origine de deux hélices florales (SF_1) et (SF'_1) ; le fonctionnement régulier du centre générateur de l'hélice florale (SF_1) a fourni jusqu'à l'apex une série de 3 pétales, 2 staminodes, 1 étamine et 1 carpelle tous marqués par des croix ; les pétales symétriques (P_3) et (P'_3), chevauchés par le pétale (P'_1), sont issus du dédoublement du centre générateur de l'hélice florale (SF'_1) origine de deux nouvelles hélices florales sur lesquelles sont insérés successivement 3 pétales, 2 staminodes, 1 étamine et 1 carpelle. La feuille de feuillage (F_9) et les feuilles de transition (FT_{11}) et (FT_{12}) sont insérées sur l'extrémité de l'hélice foliaire dextre (S_2) (hachures obliques) ; les deux pétales (P_2) et (P'_2), symétriques et chevauchés par la feuille de transition (FT_{12}), sont issus du dédoublement du centre générateur de l'hélice foliaire (S_2), origine de deux hélices florales (SF_2) et (SF'_2). Le long de l'hélice florale (SF'_2) sont insérés 2 pétales [l'un d'entre eux replié abaxialement (P'_6) est connné avec la pièce précédente (P'_2)], 2 ou 3 staminodes, 1 étamine, 1 carpelle. Les pétales (P_4) et (P'_4), symétriques et chevauchés par le pétale (P_2), sont issus du dédoublement du centre générateur de l'hélice florale (SF_2), origine de deux nouvelles hélices florales indiquées par des traits obliques et fonctionnant de façon synchrone jusqu'à l'apex.

Ainsi nous voyons qu'il existe, au niveau de la fleur terminale, une continuité entre hélices foliaires et hélices florales : deux centres générateurs dextres ou senestres donnent naissance à une ou deux feuilles de transition puis subissent un à trois dédoublements successifs, origine de plusieurs hélices florales qui apportent chacune 1 sépale, 2 ou 3 pétales, 1 ou 2 staminodes, 1 ou 2 étamines, 1 carpelle.

C/ Morphologie des ovules

La colonne placentaire porte à côté d'ovules typiques, des ovules anormaux, des pièces sépaloïdes ou pétaloïdes, des pièces carpelloïdes ou même de véritables petits carpelles stériles ; fréquemment, elle porte à son extrémité distale des petits bourgeons floraux et parfois même d'énormes proliférations florales.

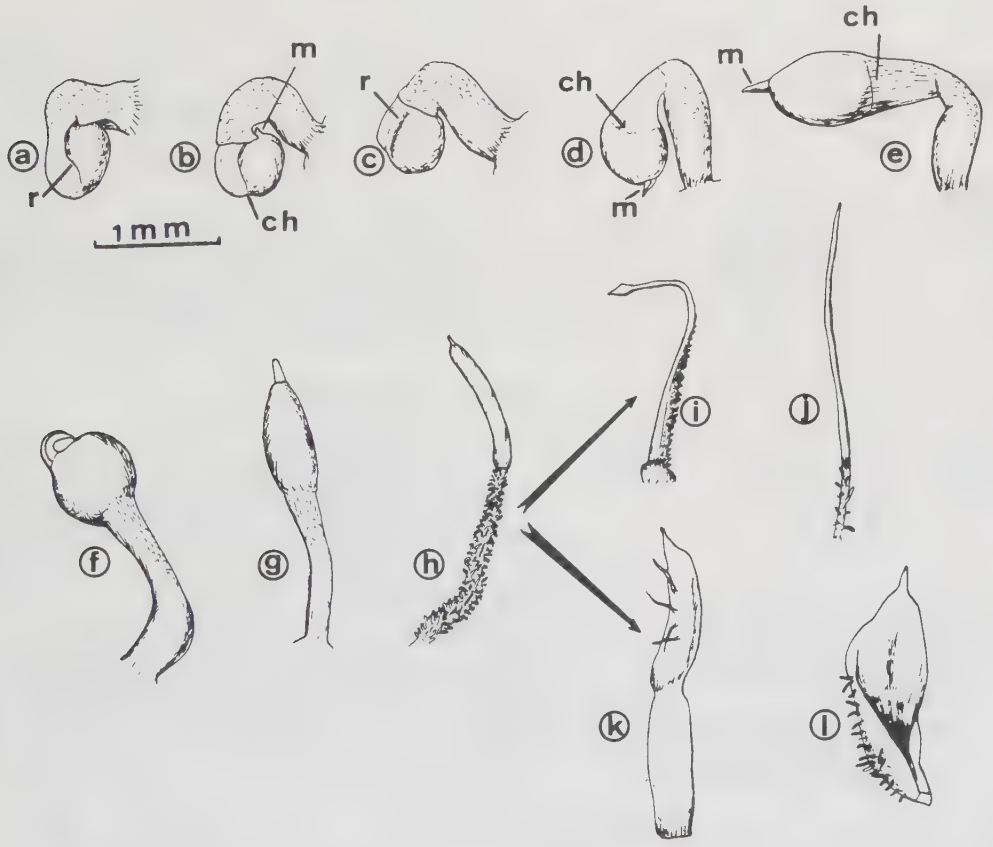


Fig. 41.– Formes de transition entre ovule normal et ovule carpelloïde. a, Ovule normal anatrope ; b, c, ovules anatropes présentant un début de redressement du funicule ; d, e, ovules semi-dressés ; f, g, h, ovules orthotropes ; i, j, pièces filiformes stériles ; k, l, ovules carpelloïdes stériles. m, Micropyle ; ch, chalaze ; r, raphé.

a) Ovules anormaux

Les ovules anormaux s'observent dans la partie apicale de la colonne placentaire (fig. 44). Il est possible d'établir une série de formes entre l'ovule normal

fertile et des pièces filiformes ou carpelloïdes stériles (fig. 41) : l'ovule fertile, apotrope suspendu (a), subit d'abord un allongement du funicule qui perd sa courbure (b à f), le raphé n'est plus apparent sur les figures (d à f) ; l'absence de nucelle s'accompagne d'une "foliarisation" du tégument interne (d à h) qui forme alors un micropyle allongé, tubuleux, saillant dans l'ouverture formée par le tégument externe ; l'ovule stérile devient orthotrope et se réduit progressivement aux seuls téguments (f à h). A partir de ce stade, on observe une dégénérescence tégumentaire et l'apparition d'une pilosité abondante sur le funicule (h) ; ces morphoses donnent naissance à deux types de pièces stériles, les unes filiformes (i, j), les autres carpelloïdes (k, l).

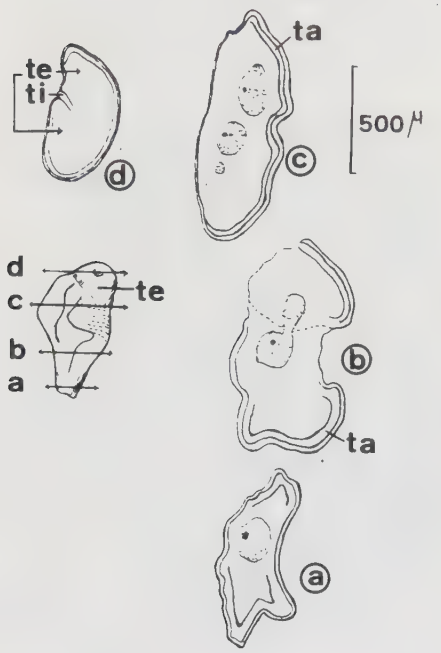


Fig. 42.– Ovule carpelloïde.
a, b, c, d, Niveaux de coupes.
te, Tégument externe ;
ti, tégument interne ;
ta, assise tannifère.

Certaines pièces constituent des stades intermédiaires de cette transformation ; la fig. 42 montre un ovule carpelloïde à l'extrémité duquel subsiste encore une masse bitégumentée. La structure histologique hétérogène de cette pièce révèle un pédicelle aplati (homologue du funicule) (fig. 42 a) dont la région moyenne s'élargit en un carpelle trinervé dépourvu de pilosité (fig. 42 b, c) ; la vascularisation disparaît dans la région supérieure (fig. 42 d) occupée par un rudiment de tégument, te.

b) Pièces périanthaires

Parmi les ovules se trouvent, dans quelques cas rares, des pièces (fig. 43 a à d) dont l'histologie est celle du sépale ou du pétale ; certaines présentent une gibbosité annonçant un éperon (fig. 43 a). L'examen des coupes histologiques des pièces sépaloïdes révèle l'analogie de structure qui existe entre elles et les carpelles normaux (voir la structure de ces derniers p. 57).

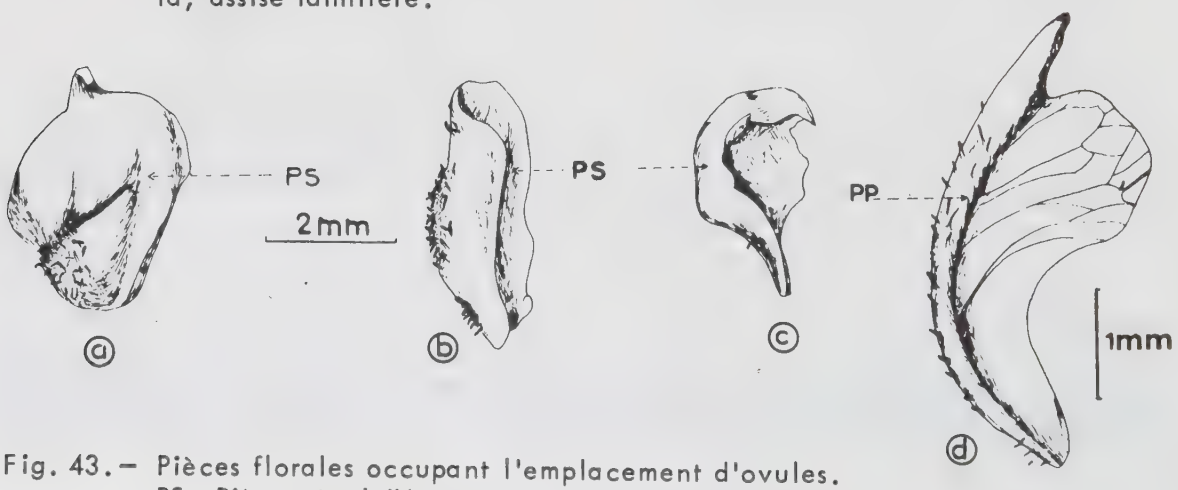


Fig. 43.– Pièces florales occupant l'emplacement d'ovules.
PS, Pièce sépaloïde ; PP, pièce pétaloïde.

c) Carpelles et gynécées surnuméraires

Le plus souvent, les pièces carpelloïdes sont insérées dans la région distale de la colonne placentaire (fig. 44) à la place des ovules terminaux ; plus rarement, elles occupent l'emplacement des ovules latéraux. Certaines de ces pièces sont libres, simples et stériles (fig. 44 D, E), d'autres sont connées et constituent de petits gynécées surnuméraires plus ou moins clos dont la position sur la colonne placentaire est terminale (fig. 44 G, J) ou latérale (fig. 44 I, I').

Figure 44 E.– La colonne placentaire devenue libre par résorption des cloisons a pu être dégagée de la région ovarienne. Elle se termine par 8 pièces carpelloïdes, dépourvues de pilosité, dont les plus internes constituent un petit gynécée de second ordre renfermant quelques ovules peu différenciés.

Figure 44 F.– Après une série d'ovules normaux (certains sont transformés en graines) ou anormaux, la colonne placentaire porte à l'apex un emboîtement de 5 pièces carpelloïdes dépourvues de pilosité (2 internes libres, 3 externes connées par une de leur marge et constituant un ovaire rudimentaire protégeant un ovule dressé).

Figure 44 G.– Colonne placentaire portant 12 ovules apotropes pendants, 2 pièces stériles (l'une carpelloïde, l'autre filiforme), puis 5 carpelles (3 seulement sont pourvus de la pilosité caractéristique) connés en un petit gynécée surnuméraire incomplètement clos renfermant 4 ovules dressés réduits et 2 pièces carpelloïdes libres.

Figure 44 H.– La colonne placentaire porte, de la base vers la région distale, 3 ovules (l'un d'eux est transformé en graine, GR), 17 pièces carpelloïdes dont les trois dernières connées réalisent un gynécée de 2e ordre, incomplètement cloisonné, ouvert, dont l'axe porte 1 ovule semi-anatrope et 4 petites pièces carpelloïdes dressées.

Figure 44 I.– L'axe placentaire porte indifféremment des ovules apotropes suspendus ou semi-dressés à funicule long, des ovules orthotropes, des pièces filiformes, des pièces carpelloïdes ; à l'emplacement de plusieurs ovules se détache latéralement un petit gynécée pentamère, uniloculaire, incomplètement clos dont l'axe central court porte deux ovules apotropes semi-dressés fertiles.

Figure 44 J.– 21 graines suivies de 4 pièces carpelloïdes libres insérées dans la région distale de la colonne placentaire précèdent un gynécée tétracarpellé de second ordre dont la région ovarienne abrite 4 ovules normaux.

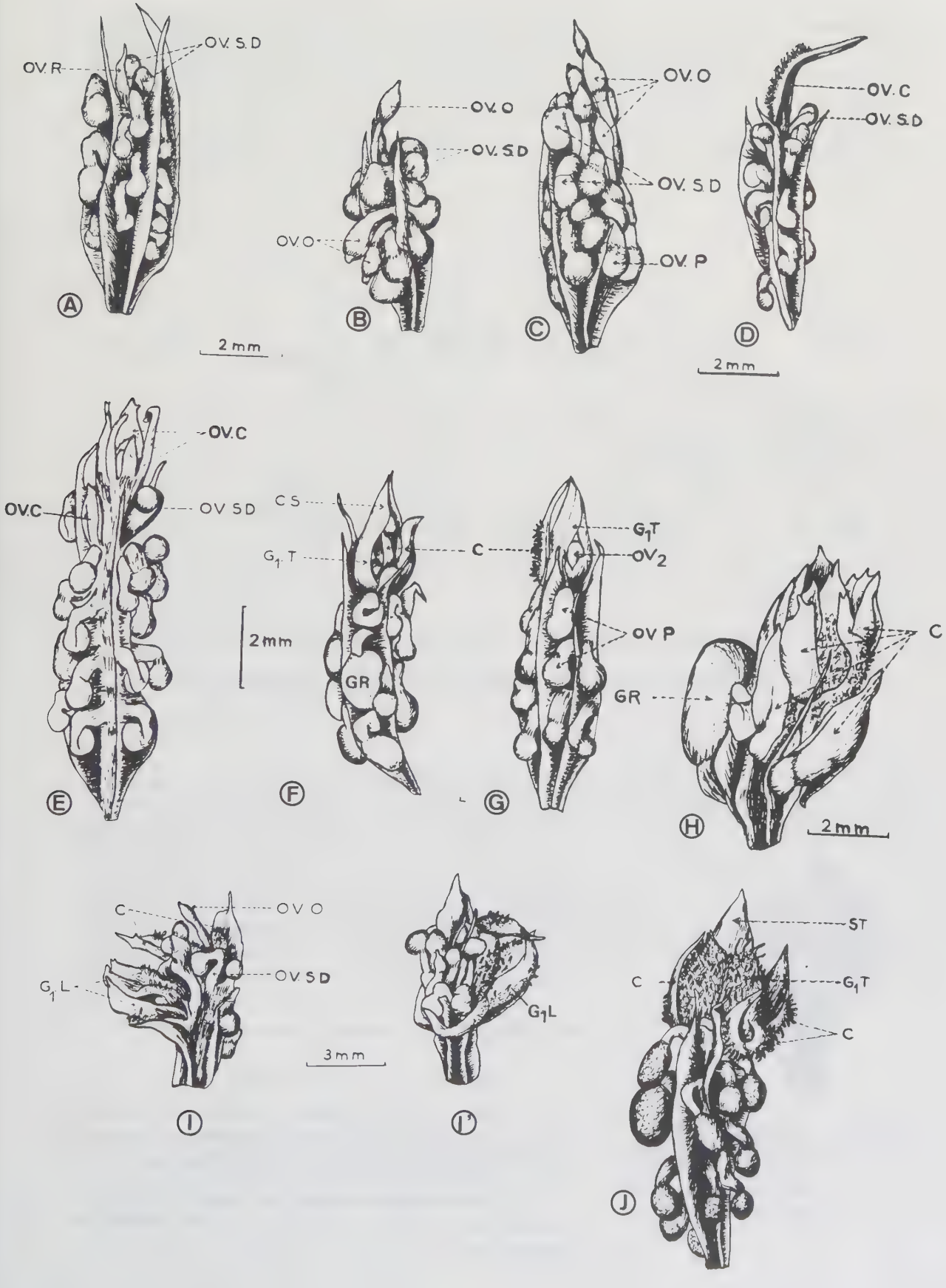
d) Bourgeons floraux

Dans quelques cas rares, on observe la présence de petits bourgeons à l'extrémité de la colonne placentaire. La figure 45 montre une série de formes intermédiaires entre un ovule normal (a) et un bourgeon floral (k) : le funicule s'allonge (b, c), perd sa courbure et présente dans sa portion distale deux énations ou un bourrelet circulaire (c, d, e) vascularisés ou non ; à ce stade, le nucelle disparaît. Le bourrelet circulaire se développe et émet (e, f) de petites

Légende de la figure 44

Colonnes placentaires devenues libres par résorption des septums ovariens, et isolées du gynécée.

A à D, Stades de transition montrant la transformation d'ovules en pièces carpelloïdes. E à J, stades montrant la réalisation de gynécées supplémentaires situés distalement, $G_1.T$, ou latéralement, $G_1.L$. C, carpelles libres ; CS, carpelles connés ; OV_2, ovule de second ordre ; OV. R, ovule réduit ; OV. SD, ovule semi-dressé ; OV. O, ovule orthotrope ; OV. C, ovule carpelloïde.


OV. R
OV. S. D
A
2 mm
OV. O
OV. S. D
OV. O
B
OV. O
OV. S. D
OV. P
C
OV. C
OV. S. D
D
2 mm
OV. C
OV. C
OV S D
E
C S
G1 T
C
2 mm
GR
F
G1T
OV2
OV P
GR
G
C
2 mm
H
C
OV O
G1 L
OV. S D
3 mm
I
G1L
I'
ST
C
G1T
C
J

protubérances le plus souvent indifférenciées mais dont l'étude histologique révèle parfois une analogie avec la structure du sépale ; le tégument externe régresse (g, h) puis disparaît totalement (h à j). Un petit bourgeon floral (j) est constitué de deux pièces externes sépaloïdes et trois pièces internes plus petites indifférenciées, protégeant un apex méristématique rudimentaire ; un bourgeon floral plus développé porte des pièces périanthaires autour d'un apex méristématique (k).

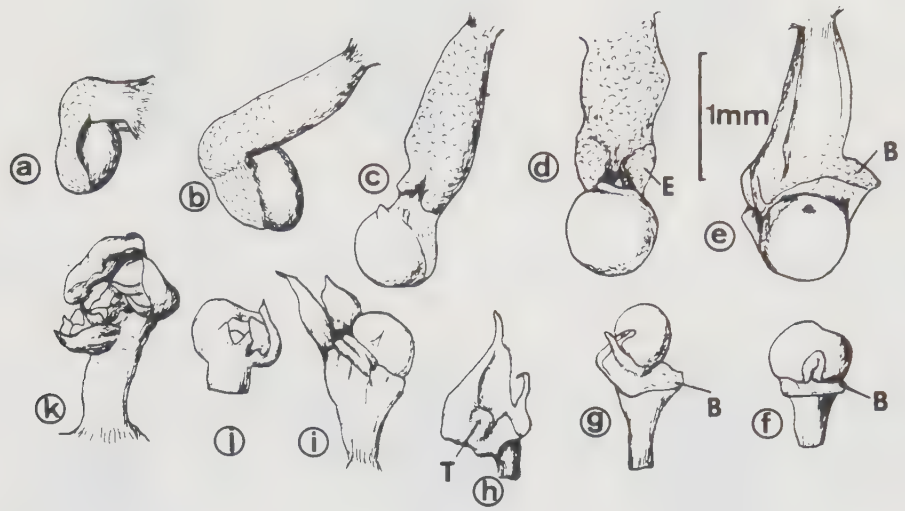


Fig. 45.– Série de formes intermédiaires entre ovule normal, a, et bourgeon floral, k.
T, Tégument externe ; E, énation ; B, bourrelet circulaire.

Ovules anormaux et bourgeons floraux sont le plus souvent condensés à l'extrémité de la colonne placentaire constituant une masse prolifère qui annonce la formation d'une inflorescence surnuméraire (fig. 46) ; parfois, ils sont situés dans la partie moyenne de la colonne placentaire ; on peut observer, dans ce cas, en position diamétralement opposée, des ovules normaux et des bourgeons floraux situés dans des loges ovariennes distinctes.

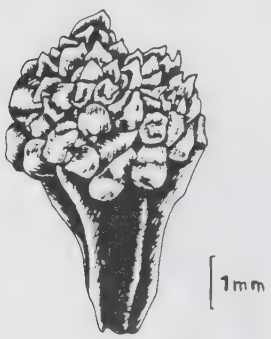


Fig. 46.– Colonne placentaire ; les ovules sont remplacés par de nombreux bourgeons floraux.

e) Surfleurs . Proliférations inflorescentielles

Plusieurs cas se présentent :

- des ovules anormaux stériles ou carpelloïdes, précèdent une surfleur terminale complète, dont les sépales sont parfois carpelloïdes,

- des ovules normaux ou anormaux précèdent une surfleur incomplète, apérianthée ou unisexuée,

- la colonne placentaire, plus ou moins totalement dépourvue d'ovules, porte de nombreux bourgeons floraux très complexes (fig. 46) ; elle joue dans ce cas le rôle d'un axe inflorescentiel ; par analogie avec le terme surfleur (VUILLEMIN, 243), nous nommerons l'ensemble de ces productions surinflorescence.

Figure 47.– Gynécée renfermant une surinflorescence très condensée où l'on remarque la présence de fleurs hermaphrodites anomomères [dont le gynécée peut être simple (SFL_3), (SFL_2) ou monstrueux (SFL_6), renfermant à la place d'ovules des bourgeons de second ordre] , de fleurs unisexuées mâles (SFL_4) ou femelles (SFL_5), de fleurs stériles (SFL_1) et de synanthies multiflores (SY).

Une prolifération inflorescentielle de type comparable est représentée sur la planche I, 6.

3. CULTURE EN JOUR LONG (héméropériode de 16 heures)

L'axe principal abondamment ramifié porte des feuilles plus nombreuses que chez les plantes-témoins* (jusqu'à 30) et la floraison est retardée d'un mois et demi ; tous les axes secondaires se terminent par des fleurs tératologiques dont l'organisation est comparable à celle des fleurs terminales des plantes normales, mais dans lesquelles le nombre des pièces de transition entre feuilles de feuillage et pièces périanthaires est plus élevé (8 à 10) ; les pièces du calice sont souvent dépourvues de l'éperon ou des glandes adaxiales caractéristiques. A l'aisselle des feuilles d'ordre 18 à 20 on note assez fréquemment la présence de grappes secondaires dont l'axe principal anormalement développé porte plus de fleurs (4 à 6) que chez les plantes cultivées en conditions naturelles.

4. CULTURE EN JOUR COURT SUIVI D'UN ECLAIREMENT CONTINU

A/ Technique

L'expérimentation ayant montré qu'un éclairement journalier de 8 h.est proche de la durée minimale nécessaire aux besoins trophiques de nos plantes, les expériences ont été effectuées en éclairement artificiel (héméropériode de 10 h., suivie d'une nyctipériode de 14 h.) produisant sur les plantes un effet de jour court. Treize lots de 20 plantes chacun ont été soumis, dès le semis, à un nombre déterminé de cycles photopériodiques inducteurs comme le montre le tableau II, avant d'être exposés à un éclairement continu dyspériodique jusqu'à la fin des expériences ; les observations ont été effectuées 50 à 80 jours après le début du traitement. Pendant la durée des expériences la température oscillait entre 28° le jour et 25° la nuit.

---

* Les témoins correspondent aux plantes cultivées en jour court dont la description est détaillée pages 85 et 86.

Fig. 47.– Diagramme d'un gynécée renfermant une surinflorescence très condensée (explications dans le texte, p. 93).
SFL, Surfleurs ; OV, ovules. Le gynécée de la surfleur, SFL_7, très complexe, n'a pas été représenté.

– TABLEAU II –

Résumé du protocole expérimental

Numéro des lots	Nombre de cycles photoinducteurs subis par les plantes avant leur transfert en dyspériode
1	16
2	18
3	20
4	22
5	24
6	26
7	28
8	30
9	32
10	34
11	36
12	38
13	40

B/ Résultats

Dans les trois premiers lots, les plantes demeurent à l'état végétatif (cependant, quelques caractères floraux apparaissent). Dans les lots suivants, le traitement photoinducteur a déterminé la formation de fleurs terminales et latérales incomplètes, virescentes à différents niveaux des cycles périanthaires et reproducteurs (fig. 48, B, F), dont l'organogénèse florale, induite par le jour court, modifiée par le jour continu, a été remplacée par une organogénèse végétative. Le grand nombre de lots établis nous a aussi permis d'obtenir une série de formes de composition variable dont les caractères floraux sont progressivement apparus et dont les termes extrêmes sont le bourgeon végétatif d'une part, la fleur de l'autre. A l'aide de cette technique, nous avons mis en évidence, systématiquement, les diverses étapes de la formation d'une fleur ; nous avons constaté qu'à un nombre de cycles photoinducteurs donné correspond une architecture florale particulière.

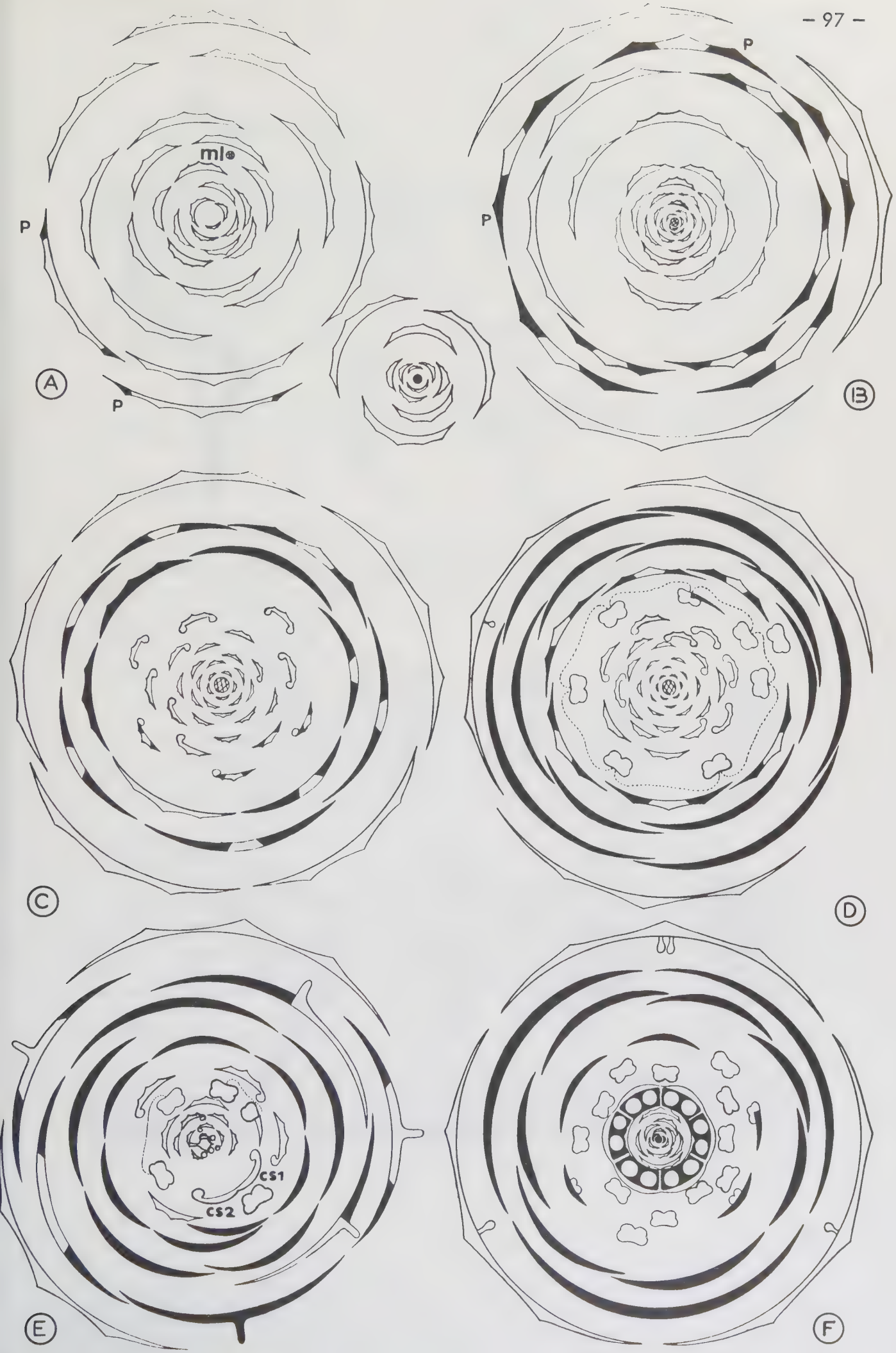
a) Fleur terminale

LOT 4 (22 jours courts)

Figure 48 A.– C'est encore un bourgeon végétatif ; deux ou trois pièces de transition morphologiquement différenciées précèdent un verticille de 5 pièces foliacées dont certaines présentent déjà quelques traces de pétalisation sur leur marge (P) ; les pièces suivantes sont insérées selon une phyllotaxie intermédiaire entre la spirale et le verticille. Une des pièces foliacées de ce bourgeon végétatif, axille un méristème latéral abortif, ml (il peut y en avoir plusieurs).

Légende de la figure 48

Diagramme de formes florales obtenues par culture en jour court photo-inducteur suivi d'un éclairement continu dyspériodique. A, Bourgeon végétatif dont le centre a été représenté à droite ; B à E, formes intermédiaires entre bourgeon végétatif et fleur ; F, fleur complète dont le gynécée renferme une prolifération végétative. P, Traces de pétalisation ; ml, méristème latéral végétatif.


ml
P
P
A
P
P
B
C
D
CS1
CS2
E
F

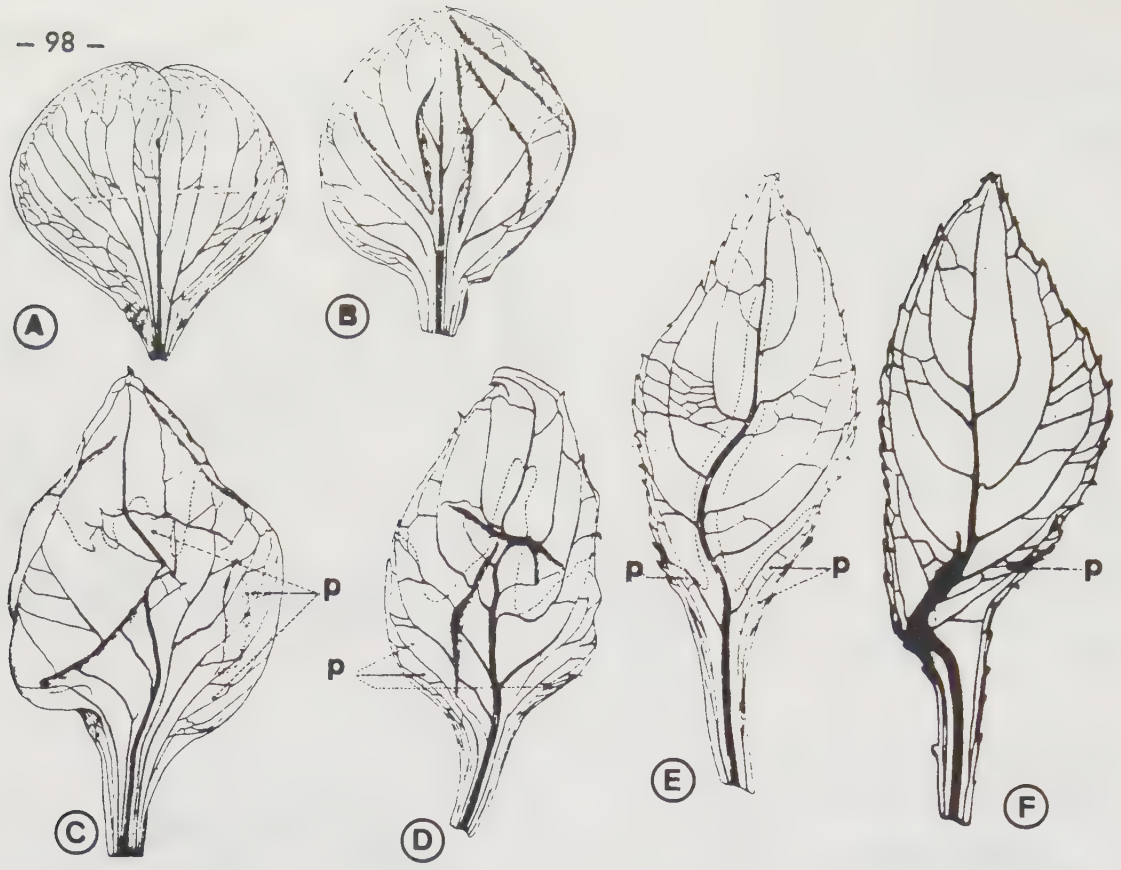


Fig. 49.– A, Pétale normal ; B à F, exemples de pièces pétaloïdes constituant une corolle virescente.
P, Traces de pétalisation.

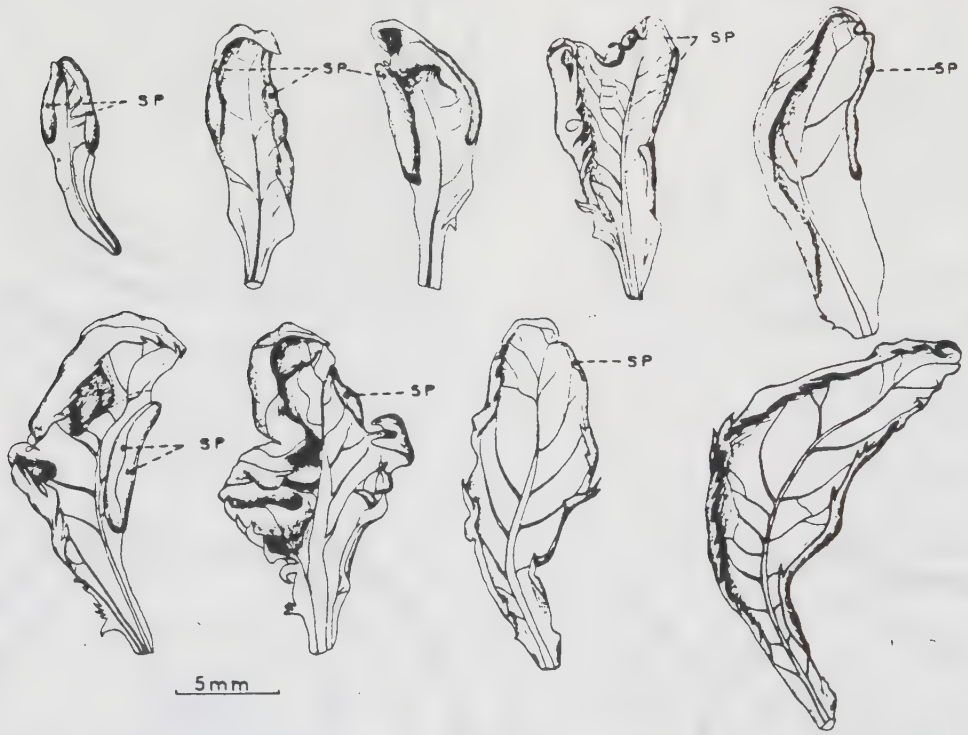


Fig. 50.– Pièces foliacées portant des sacs polliniques rudimentaires , SP (staminodes).

LOTS 5, 6 (24-26 jours courts)

Figure 48 B.– Dans ce diagramme, on reconnaît les pièces plus ou moins pétaloïdes des deux verticilles externes. Ces pièces montrent une morphologie intermédiaire entre le pétale et la feuille : le limbe est plus ou moins concave et gaufré à nervation parallèle dans l'onglet (tendance pétaloïde, fig. 49 B, C) ou encore allongé dans la région distale, à nervation pennée, muni d'indentations marginales (tendance foliacée, fig. 49 D, E, F). Six verticilles de pièces chlorophylliennes occupent le centre de cette "fleur" virescente dont l'apex est porteur de jeunes ébauches foliaires.

LOTS 7, 8 (28-30 jours courts)

Les pièces du calice sont éperonnées ou glanduleuses, la corolle hémicyclique est constituée de pétales presque normaux (les 2 ou 3 pièces externes sont légèrement chlorophylliennes).

LOT 9 (32 jours courts)

Figure 48 C.– Un androcée commence à se différencier : il est constitué de phyllomes plus ou moins chlorophylliens, à nervation pennée, portant des rudiments de sacs polliniques sur leurs marges (fig. 50) ; remarquons la disposition verticillée de ces pièces mâles rudimentaires et des pièces stériles qui leur font suite ; le centre de la "fleur" est occupé par un méristème végétatif entouré de quelques feuilles normales.

LOTS 10, 11 (34-36 jours courts)

Figure 48 D.– Un cycle staminal typique est induit. En effet, la corolle bien constituée est suivie d'un verticille de 6 étamines fertiles et 1 staminode ; à l'intérieur de ce cycle se trouvent plusieurs verticilles de phyllomes chlorophylliens portant sur leurs marges des sacs polliniques rudimentaires (fig. 50) et un méristème apical élargi dont le fonctionnement est de type floral.

LOT 12 (38 jours courts)

Figure 48 E.– Le caractère femelle apparaît : 2 pièces (CS_1), (CS_2), à mésophylle de type carpellaire, porteuses de sacs polliniques, occupent l'emplacement de 2 étamines. On observe vers l'intérieur 3 cycles incomplets de pièces foliacées dont le dernier constitue un gynécée virescent incomplètement clos et cloisonné (fig. 51), renfermant un axe central court, portant à la base des ovules anormaux, réduits, dressés, et de véritables petites feuilles à l'apex.

LOT 13 (40 jours courts)

Figure 48 F.– La fleur est complètement constituée ; le gynécée clos, pluriloculaire, renferme des ovules normaux ou anormaux (fig. 52) ; l'extrémité de la colonne placentaire porte cependant encore une rosette de feuilles dont la phyllotaxie est imparfaitement verticillée.

b) Fleurs latérales

Les anomalies morphologiques sont comparables à celles qui caractérisent les fleurs terminales et observables dans les premiers lots de plantes traitées (lots 3 à 5), c'est-à-dire chez les plantes ayant subi des traitements photoinducteurs plus courts. Chez les plantes du lot 6, les fleurs axillaires sont complètes.

Fig. 51.– Gynécée virescent dont la paroi est constituée de pièces foliacées.

Fig. 52.– Gynécée virescent fendu longitudinalement montrant la prolifération végétative de la colonne placentaire.
OV, Ovule.

LOT 3

50 % des plantes traitées demeurent à l'état végétatif ; 40 % présentent, à l'aisselle des feuilles d'ordre 7 à 9, des rameaux secondaires végétatifs dont la phyllotaxie est modifiée et sur la description desquels nous reviendrons plus loin ; chez 10 % des plantes, les fleurs sont virescentes au niveau de la corolle et de l'androcée (PL. I, 3) ; nous en décrivons un exemple.

Figure 53.– Deux sépales chlorophylliens dont l'un porte une glande adaxiale, trois pétales normaux et un pétale légèrement chlorophyllien constituent les deux premiers cycles périanthaires ; à l'intérieur, un pétale virescent (PV) est séparé du troisième cycle incomplet de pièces par un axe allongé et pilifère.

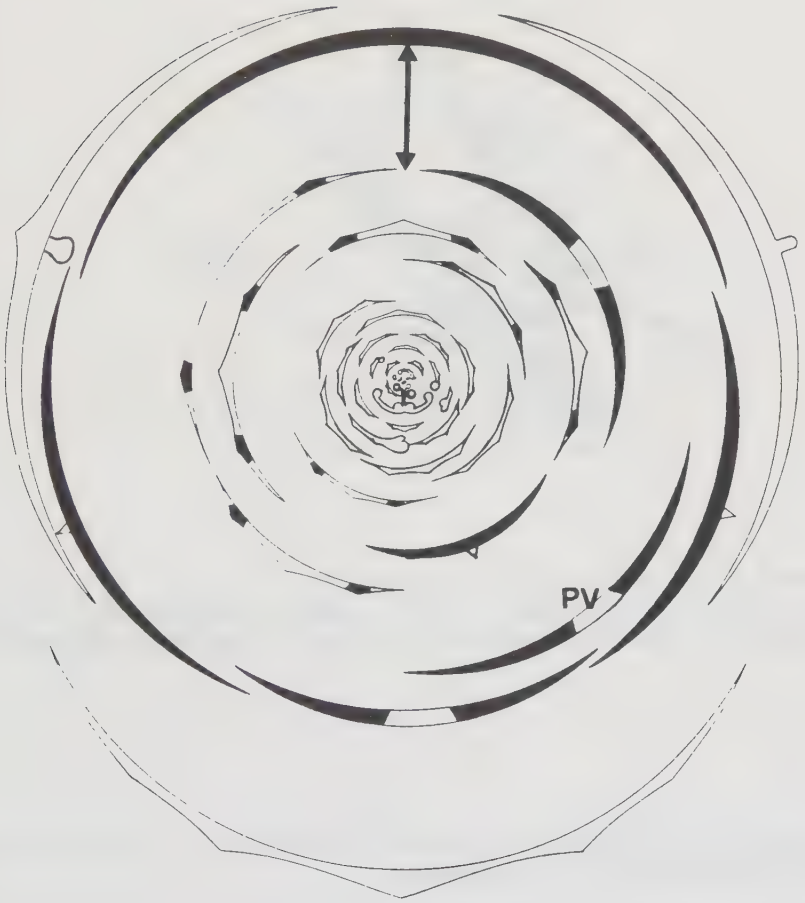


Fig. 53.– Diagramme d'une fleur latérale virescente (explications dans le texte).
PV, Pétale virescent doublant le premier cycle de la corolle.
Une élongation anormale de l'axe floral est indiquée par une flèche située entre le premier et le second verticilles.

Une prolifération végétative occupe le centre de cette fleur ; certaines des pièces foliacées, insérées suivant une disposition hémicyclique, portent des caractères mâles. Le gynécée ouvert, très rudimentaire, est composé de deux phyllomes verts carpelloïdes connés et trois pièces foliacées libres porteuses ou non de sacs polliniques ; sur la colonne placentaire, des ovules anormaux nus réduits et dressés, et des petites feuilles de morphologie normale sont disposés sans ordre. Un type comparable de gynécée est représenté figure 54 : sortant de la rosette foliaire qui cons-

titue le centre d'une fleur virescente, on aperçoit un axe court, nu à la base et porteur d'ovules et de feuilles à son sommet.

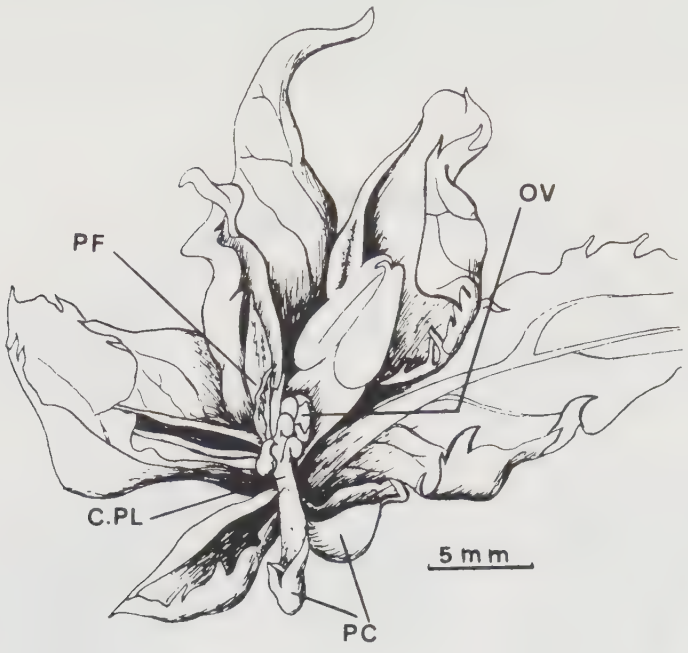


Fig. 54.– Centre d'une fleur latérale virescente.
PC, Pièces carpelloïdes ; C.PL, colonne placentaire ; PF, pièces foliacées portées à l'extrémité distale de la colonne placentaire.

5. RESUME

L'Impatiens Balsamina est une plante sensible à la photopériode (plante photopériodique facultative ou préférente).

Sa floraison induite par le jour court, se trouve retardée par le jour long (héméropériode 16 heures) et inhibée par le jour continu ou le jour très long (héméropériode de 18 heures). Le jour court, dont l'effet photoinducteur rémanent est de courte durée, induit progressivement par étapes la formation des différents cycles floraux. Sous l'action d'un traitement photoinducteur de longue durée se produisent deux séries de modifications au niveau des ovules qui dégénèrent :

a) les unes aboutissent à la formation de pièces stériles et de phyllomes carpelloïdes dont certains, situés dans la portion distale de la colonne placentaire, sont plus ou moins connés par leurs marges et constituent ainsi des gynécées de second ordre ouverts et rudimentaires ou normalement clos, renfermant des ovules normaux,

b) les autres, par prolifération de la portion distale du funicule, aboutissent à la formation de petits bourgeons floraux.

Des proliférations endocarpiques florales (surfleurs, gynécées supplémentaires de second ordre) ou inflorescentielles sont en outre induites par un traitement photoinducteur de longue durée, l'axe placentaire jouant, dans ce dernier cas, le rôle d'un axe inflorescentiel.

,,,,,,,,,

CHAPITRE VI

ETUDE EXPERIMENTALE DE LA MISE A FLEUR

Les faits d'expérimentation exposés dans le chapitre précédent ayant révélé le caractère graduel et quantitatif du phénomène de l'induction florale chez la Balsamine, nous avons pensé qu'il était indispensable de connaître les exigences d'induction photopériodique minimale et maximale de cette plante produisant, d'une part les premiers symptômes d'une propension à fleurir, d'autre part l'initiation de fleurs complètes comportant des pièces reproductrices mâles et femelles.

1. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

A partir de semis, deux séries de cultures ont été effectuées en serre (température comprise entre 25 et 28°).

La première série placée en jour court photoinducteur (nyctipériode de 16 heures) a servi de témoin (T).

La seconde série a été placée en jour long (conditions dyspériodiques), d'une durée d'éclairement journalier de 18 heures ; lorsque les plantes de cette deuxième série ont présenté 13 à 15 feuilles et primordiums (6 ou 7 feuilles bien développées et apparentes), nous les avons réparties en trois catégories (A, B, C) destinées à subir trois types d'éclairement :

A/ plantes maintenues sous un même régime photopériodique, dyspériodique de 18 heures et utilisées comme test de référence,

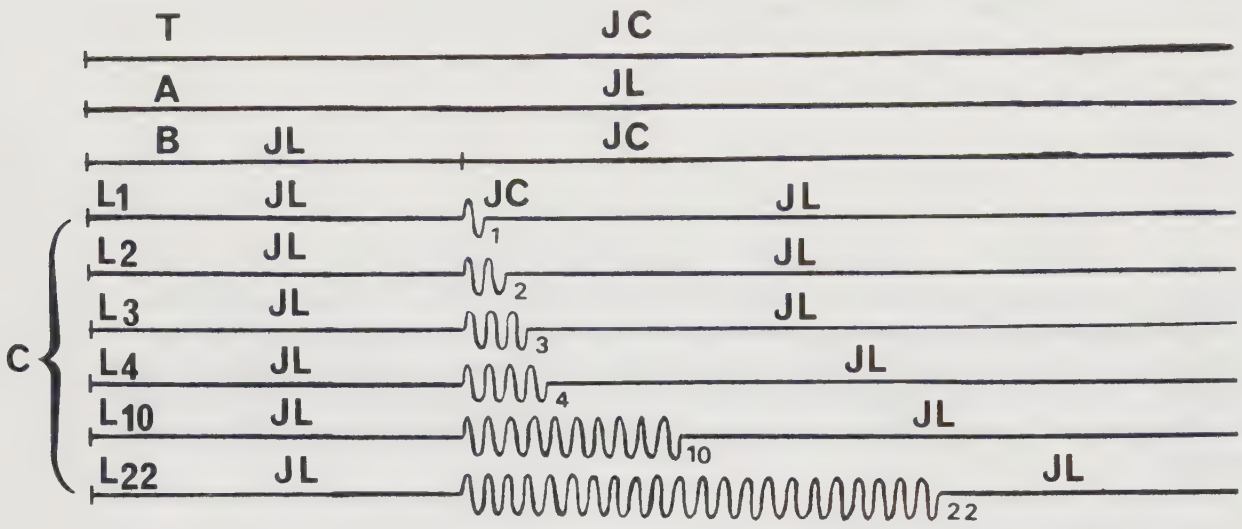
B/ plantes transférées lors de la surrection des primordiums foliaires de rang 13 ou 14 ou 15 en photopériode courte inductrice de 8 heures pendant 50 jours et utilisées comme test de référence,

C/ plantes réparties en 22 lots de 28 plantes chacun, numérotés (L_1), (L_2), (L_3) ..., (L_{22}) et placées en jour court photoinducteur (nyctipériode de 16 heures pendant un nombre déterminé de cycles photopériodiques, soit un cycle (une nuit longue de 16 heures) pour le lot (L_1), deux cycles pour le lot (L_2)... , 22 cycles photoinducteurs (22 nuits longues) pour le lot (L_{22}), puis replacées en

conditions dyspériodiques jusqu'à la fin de l'expérience. Le protocole expérimental est résumé dans le tableau ci-dessous.

– TABLEAU III –

Résumé du protocole expérimental.



Les plantes des divers lots ont été examinées systématiquement sous la loupe binoculaire, d'abord au moment de la mise en expérience, puis tous les deux jours pendant 3 mois ; cet examen a été accompagné du prélèvement et de la fixation des sommets végétatifs des jeunes plantes afin de préciser la structure cytohistologique des méristèmes au moment du transfert en photopériode inductrice ; des fixations ont encore été effectuées, toutes les 2 heures pendant 24 heures, puis tous les 2 jours pendant les 14 premiers jours du traitement, afin de suivre l'évolution histologique des diverses catégories de méristèmes.

Les mêmes types de traitements ont été reproduits à quatre reprises sur d'autres plantes ; ils ont régulièrement provoqué, à un cycle inducteur près, de façon identique et graduelle, le phénomène d'induction des 3 types floraux connus chez ce cultivar. Nous exposerons dans les paragraphes suivants les résultats morphologiques et histologiques obtenus, puis nous discuterons de leur importance dans le processus physiologique de la floraison chez cette espèce.

2. RESULTATS MORPHOLOGIQUES

L'aspect morphologique des plantes du lot (A) et des témoins (T) cultivés respectivement trois mois en dyspériode et deux mois en eupériode est comparable à celui des plantes cultivées dans des conditions similaires, décrites dans le chapitre précédent, pages 85 et 86 .

A/ Aspect morphologique des plantes du lot (B) cultivées 18 jours en dyspériode puis 50 jours en photopériode inductrice de 8 heures

a) Morphologie

Dix jours après le transfert en photopériode inductrice, les feuilles d'ordre 8 à 12 axillent des petits bourgeons inflorescentiels (3 ou 4 bractées et un premier mamelon floral porteur de 2 sépales) et floraux (2 ou 3 sépales). L'épanouissement des divers boutons floraux s'effectue environ 50 jours après le début d'application de la photopériode inductrice ; l'appareil végétatif, plus développé que chez les témoins (T) cultivés en jour court de 8 heures, présente 13 à 15 feuilles de feuillage qui axillent un bourgeon latéral végétatif (feuilles d'ordre 1 à 6 ou 7), une inflorescence contractée biflore (feuilles d'ordre 8 à 10 ou 11) et une fleur solitaire latérale zygomorphe (feuilles d'ordre 11 et 12).

b) Phyllotaxie

Les feuilles disposées sur 2 parastiques dextres ou senestres sont issues du fonctionnement de 2 centres générateurs. Il existe, comme chez les plantes cultivées en conditions naturelles, une continuité entre les hélices foliaires et les hélices florales grâce à un dédoublement des centres générateurs foliaires se produisant soit au niveau des feuilles de transition, soit au niveau des sépales et des pétales.

Figure 55 G et G'.–Les 2 hélices foliaires senestres (S_1 et S_2) ont des segments de longueur irrégulière respectivement marqués par des traits obliques et par un pointillé. Sous la fleur terminale, les feuilles de transition 13 et 15 jalonnent l'extrémité de l'hélice foliaire (S_1). Les sépales (SE et S'E) dont les cicatrices sont symétriquement insérées par rapport à la feuille de transition (15), proviennent d'un premier dédoublement du centre générateur de l'hélice (S_1) fournissant 2 hélices florales ; l'une (traits obliques) se dédouble immédiatement après le sépale (SE) fournissant 2 nouvelles hélices florales (SF_2 et SF_3) ; 2 séries de 4 pétales sont insérées sur ces hélices dont les centres générateurs ont fonctionné synchroniquement jusqu'à la pièce staminale 31 ; celle-ci, précédée de 2 pétales connés par une de leur marge, est issue de la fusion des 2 centres organogènes ; seule l'hélice (SF_2) demeure jusqu'à l'apex de la fleur terminale portant 6 étamines ou staminodes et 1 carpelle. L'hélice florale (SF_8) issue du dédoublement du centre générateur de l'hélice (SF_3) (au-dessus du pétale P_3) se poursuit jusqu'à l'apex portant 8 étamines ou staminodes et 1 carpelle. La cicatrice du sépale (S"E) faisant suite à celle de la feuille de transition 14 (hélice S_2) est suivie des cicatrices symétriques des deux pétales (P) et (P_1) (respectivement indiqués par un pointillé et des croix), origine de 2 hélices florales (SF_4) et (SF_7) ; au niveau du pétale (P) et au-dessus, 2 dédoublements successifs sont à l'origine de 3 hélices florales (SF_4), (SF_5), (SF_6). Après initiation de 5 pièces, les centres générateurs des hélices (SF_4) et (SF_6) se fusionnent sous le staminode (ST_1).

La fleur terminale est donc édifiée par le fonctionnement de 2 centres générateurs foliaires ; une série de dédoublement et de fusion fournit, dans le cas décrit, 6 hélices florales apportant chacune et successivement une ou deux feuilles de transition, 1 sépale, 5 à 7 pétales, 1 ou 2 staminodes, 1 ou 2 étamines, 1 ou 2 carpelles.

Légende de la figure 55

Schémas phyllotaxiques.

A à F, Tiges montrant l'acquisition progressive d'une phyllotaxie florale, par suite d'un traitement de cycles photoinducteurs de plus en plus nombreux ; G, plante utilisée comme test de référence ; les hélices foliaires dextres, D_1 et D_2, ou senestres, S_1 et S_2, issues de la portion de plante développée en conditions de culture dyspériodiques ont été représentées par un pointillé et des traits obliques. Les flèches divergentes ou convergentes indiquent les niveaux respectifs de multiplication ou fusion des centres générateurs foliaires.

A et B, Deux cycles photoinducteurs. — A, Entrenœuds séparant les feuilles 15 à 21 et 22 à 23, contractés ; 2 hélices foliaires originelles senestres, S_1 et S_2, dans la partie basale de la tige ; 5 hélices senestres S_1, S'_1, S_2, S'_2 et S''_2 dans la partie supérieure. B, Deux séries de pseudo-verticilles, PV, constitués par les feuilles 17 à 21 et 22 à 26 ; 2 hélices foliaires originales dextres, D_1 et D_2 dans la partie basale de la tige, 5 hélices dextres D_1, D_2, D'_2, D''_2, D'''_2 dans la partie supérieure.

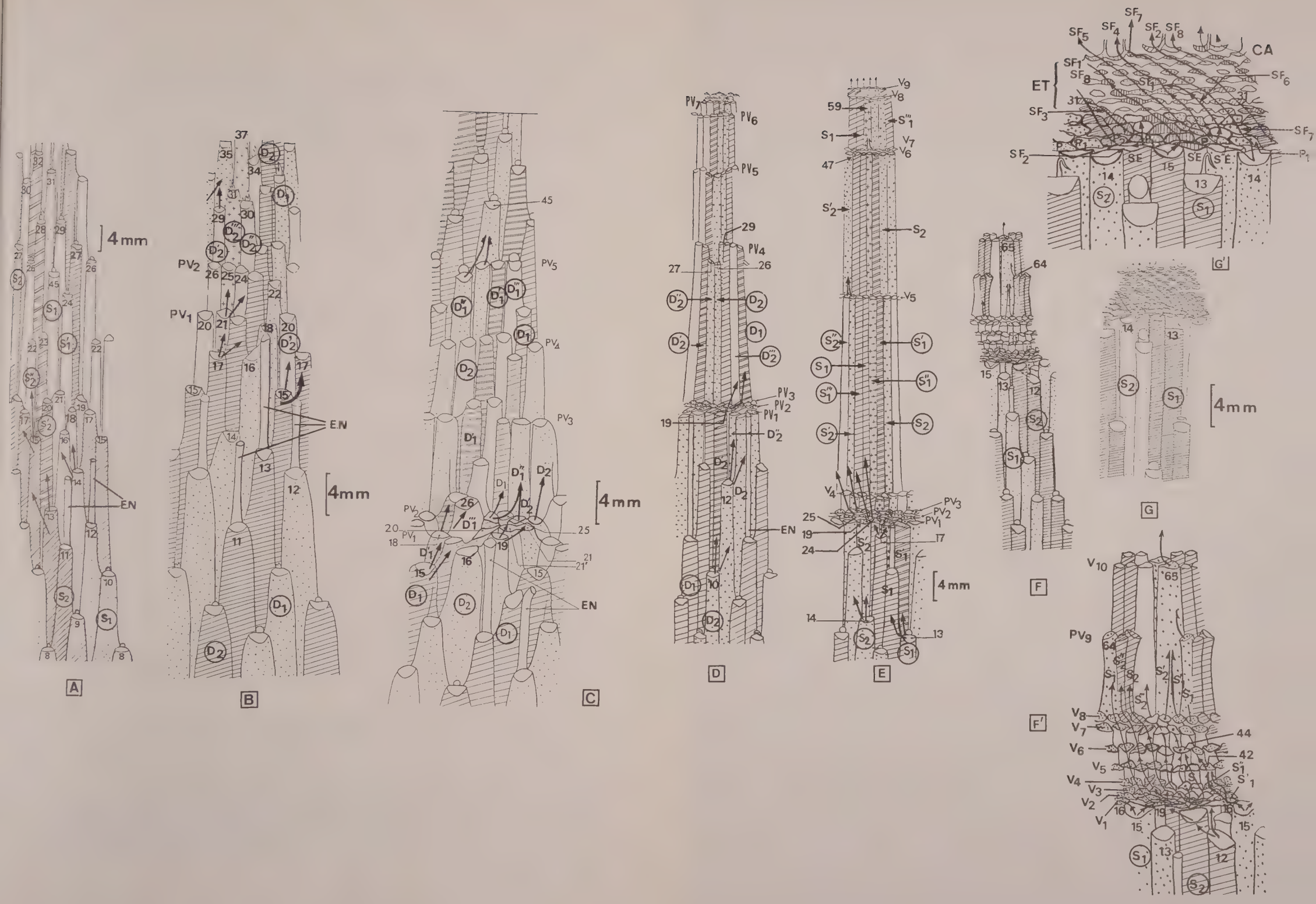
EN, Premier entrenœud d'un rameau secondaire cohérent avec l'axe principal.

C et D, Trois cycles photoinducteurs. — C, Rosette foliaire constituée de 2 pseudo-verticilles, PV_1 et PV_2, surmontée de 3 autres pseudo-verticilles PV_3 à PV_5. Deux hélices foliaires D_1 et D_2 dans la partie basale de la tige, 5 hélices dans la région moyenne et supérieure, D_1, D'_1, D''_1, D'''_1 et D_2. D, Rosette foliaire constituée par les pseudo-verticilles PV_1 à PV_3, surmontée de 3 pseudo-verticilles, PV_4 à PV_6. Deux hélices foliaires D_1 et D_2 dans la partie basale de la tige ; 5 puis 4 hélices foliaires dans la partie supérieure.

E, Quatre cycles photoinducteurs. — Début de pétalisation des pièces constitutrices de la rosette foliaire, PV_1 à PV_3. Deux hélices senestres S_1 et S_2 dans la partie basale de la tige, 7 hélices (différemment représentées, S_1, S'_1, S''_1, S'''_1, S_2, S'_2, S''_2, dans la partie moyenne située au-dessus des verticilles PV_1 à PV_4 ; 6 hélices puis 5 dans la partie située au-dessus du verticille V_5. Les trois premiers verticilles condensés PV_1 à PV_3 sont surmontés de 6 autres séries de verticilles V_4 à V_9.

F et F', Huit cycles photoinducteurs. — Deux hélices foliaires S_1 et S_2 contribuent à la constitution de verticilles contractés, V_1 à V_8, porteurs soit de sépales ou de pétales normaux, V_1 à V_4, soit de pétales virescents, V_4 à V_6, soit encore de feuilles à marges pétalisées, V_7 à V_8 ; le pseudo-verticille, PV_9, et les verticilles qui le surmontent, sont constitués de véritables feuilles de feuillage.

G et G', Plante de référence, cultivée 18 jours en dyspériode puis 50 jours en photopériode inductrice de 8 heures. Les 2 centres générateurs foliaires S_1 et S_2 donnent lieu à 8 hélices florales (explications dans le texte).


4mm
EN
A
B
C
D
E
F
F'
G
G'
CA
ET
SE
4mm

B/ Résultats expérimentaux obtenus chez les lots de plantes (C) cultivées en dyspériode puis ayant subi une à vingt-deux nuits longues inductrices de 16 heures

Nous examinerons successivement les divers lots de plantes et nous soulignerons leurs particularités morphologiques.

LOT 1

Les plantes de ce lot ne diffèrent pas morphologiquement des plantes du lot (A) cultivées en dyspériode ; les feuilles, réparties le long de la tige selon une phyllotaxie alterne, sont insérées sur deux hélices foliaires dextres ou senestres.

LOT 2

80 % des plantes de ce lot sont identiques aux plantes du lot A ; 20 % présentent trois catégories d'anomalies morphologiques :

modifications phyllotaxiques,

concrescence entre l'axe principal et le premier entrenœud des rameaux secondaires axillés par les feuilles d'ordre 10 à 12,

aisselles foliaires vides.

Figure 55 A.– Le long de la tige, 14 feuilles sont disposées de façon alterne suivant deux parastiques de contact senestres (S_1) et (S_2). Les segments foliaires 8, 10, 12, 14 contigus et partiellement chevauchants, sont situés sur l'hélice (S_1) (pointillé) ; les segments 9, 11, 13 (traits obliques), partiellement chevauchants, sur l'hélice foliaire (S_2). Au-dessus de la feuille d'ordre 15, la disposition foliaire est altérée et les feuilles 17 à 21 sont séparées par des entrenœuds raccourcis.

Le segment foliaire 13 chevauche les segments 20, 21 et 16 ; il est disjoint du segment 15 appartenant à la même hélice (S_2) par la présence insolite de la partie inférieure décurrente d'un segment supplémentaire (20) ; celui-ci appartient à une nouvelle parastique S'_2 (traits oblique doubles) identifiée par la contiguité qui existe entre les segments foliaires supérieurs 23, 28, 32.

Le segment foliaire 14 chevauche normalement, par son bord cathodique, les segments 17 et 19 de l'hélice voisine (S_2). Comme précédemment, la présence d'un segment foliaire supplémentaire étroit 18, appartenant à une hélice foliaire supplémentaire (S'_1), engendre une légère disjonction entre les segments 14 et 16 de l'hélice (S_1).

Par un phénomène identique se produit une hélice supplémentaire ($S"_2$) dont le premier segment 22 s'intercale entre les segments 15 et 17, légèrement disjoints, appartenant à l'hélice (S_2).

Dans la partie inférieure de la tige, la répartition foliaire est régulière sur deux parastiques senestres. Après initiation des feuilles 13, 14 et 15 s'est produit, en rapport avec l'application des deux cycles eupériodiques inducteurs, une inhibition de croissance de l'axe entre les feuilles d'ordre 16 à 21 puis 22 à 23 et une augmentation du nombre des hélices qui passe de 2 à 5 dans la partie supérieure de la tige.

Il faut remarquer, par ailleurs, que les feuilles 11 et 12 axillent des rameaux secondaires végétatifs concrescents avec l'axe principal sur 1 cm à 2 cm et que les feuilles 13 à 23 présentent des aisselles vides ; ces deux caractères sont importants ; ils rappellent, d'une part, le phénomène de concrescence entre le pédoncule des fleurs latérales et l'axe principal observé chez les plantes normales et, d'autre part, l'absence de formation méristématique à l'aisselle d'une pièce florale, ce qui laisse supposer que les feuilles 13 à 23 sont des pièces qui n'ont pas encore réalisé leur différenciation morphologique florale.

Figure 55 B.– Quinze feuilles épicotylées sont disposées dans la partie inférieure de la tige sur 2 parastiques asynchrones, dextres, (D_1) et (D_2). Les feuilles d'ordre 11, 12, 13 axillent des rameaux végétatifs secondaires terminés par une rosette foliaire et dont le premier entrenœud (seul représenté sur le schéma) est concrescent avec la tige principale. Les cicatrices foliaires 18 à 21 et 22 à 26 constituent de faux verticilles (PV_1) et (PV_2) ; il n'existe pas de formations méristématiques dans les aisselles foliaires 14 à 29. Le segment 15 appartenant à l'hélice (D_2) (traits obliques) est en contact par son bord cathodique avec les segments 18 et 22 (hélice D_1) et par son bord anodique avec les segments 20 et 17 ; comme dans l'exemple précédent, ce mode de chevauchement indique qu'une disjonction s'est opérée entre les segments 15 et 17 en raison de la création d'une troisième hélice (D'_2) dont l'origine est le segment supplémentaire 20 ; de la même façon, une quatrième hélice (D''_2) jalonnée par les feuilles 21, 24, 30, 34 est apparente au-dessus de la cicatrice 17 ; la cicatrice 25, chevauchée par le segment 21, constitue l'origine d'une 5ème hélice dextre (D'''_2) jalonnée par les segments 25, 31, 37.

Dans la région supérieure de la tige développée en conditions dyspériodiques, l'hélice (D'_2) n'est plus apparente au-dessus de la cicatrice foliaire 29.

En rapport avec l'application des deux cycles eupériodiques se produit donc une multiplication répétée du centre générateur de l'hélice foliaire (D_2) qui produit 3 nouvelles hélices (D'_2), (D''_2), (D'''_2) ; celles-ci et les hélices initiales (D_1) et (D_2) participent à l'édification de 2 faux verticilles (PV_1) et (PV_2).

Le retour des plantes de ce lot en conditions de culture dyspériodiques est marqué par une diminution du nombre des centres organogènes méristématiques et par voie de conséquence par une réduction du nombre des hélices foliaires. Deux mois et demi après le début des expériences, l'aire apicale méristématique redevenue végétative comporte, de nouveau, 2 centres organogènes.

REMARQUE

Les anomalies décrites dans les 2 exemples précédents sont importantes et traduisent une initiation florale légère visible dans la partie terminale de la tige (tendance à former une fleur terminale) et à l'aisselle des feuilles 11 et 13 (tendance à former des fleurs axillaires latérales).

La fleur terminale est annoncée par une augmentation du nombre des hélices foliaires résultant de la multiplication d'un ou de deux centres organogènes, par la contraction des entrenoeuds aboutissant à la formation de pseudo-verticilles et par l'absence de formation méristématique à l'aisselle des pièces.

Les fleurs axillaires latérales sont annoncées par la concrescence du premier entrenoeud des rameaux secondaires axillés par les feuilles d'ordre 10 à 12 (parfois 13) avec l'axe principal.

LOT 3

Dans 20 % des plantes de ce lot, la région moyenne des tiges présente des modifications phyllotaxiques identiques à celles qui sont observées chez les plantes du lot 2 ; dans 80 % des cas, au-dessus des dernières feuilles alternes apparues en conditions de culture dyspériodiques, on observe la présence de plusieurs "verticilles" foliaires (Pl. I, 4), séparés par des entrenœuds allongés. Aux aisselles des feuilles 11, 12 et 13 existent des rameaux à phyllotaxie profondément modifiée, traduisant une légère initiation florale (fig. 56).

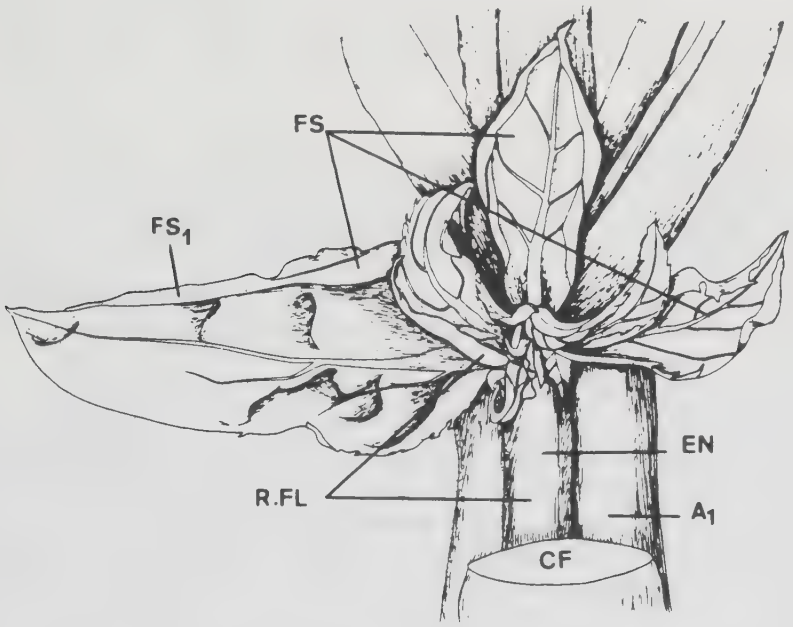


Fig. 56.– Rameau axillaire, R. FL, très modifié, ayant subi un traitement de 3 cycles photoinducteurs et montrant les premiers signes d'une propension à fleurir.
EN, entrenœud concrescent avec l'axe principal, A_1 ; FS, feuilles modifiées insérées à la manière de sépales ; CF, cicatrice de la feuille axillante.

α .– *Modifications phyllotaxiques corrélatives d'un début d'initiation de fleur terminale*

Figure 55 C.– 15 feuilles insérées sur la portion de tige développée en régime dyspériodique jalonnent les 2 hélices foliaires dextres (D_1) et (D_2) marquées respectivement par des traits obliques et un pointillé.

Au-dessus de la cicatrice foliaire d'ordre 15, on observe une première multiplication du centre générateur de la parastique (D_1) qui fournit une 3ème hélice (D'_1). Un second et un troisième dédoublements s'opèrent respectivement au-dessus des cicatrices 18 et 20 ; ils fournissent une 4ème hélice (D'''_1) à la base de laquelle est insérée la feuille 26 et une 5ème hélice (D''_1). Au-dessus de la cicatrice 19, deux insertions foliaires connées 21 et 21' témoignent d'un dédoublement du centre générateur de l'hélice (D_2) ; la feuille 21' constitue la base d'une hélice supplémentaire (D'_2) dont l'existence est éphémère ; en effet, après initiation de deux feuilles, le centre générateur de cette hélice se fusionne avec le centre organogène de l'hélice (D''_1), celui-ci n'ayant encore fourni qu'une seule feuille (25).

Les feuilles d'ordre 16 à 26, dont l'insertion est condensée, constituent une rosette formée de 2 faux-verticilles (PV_1) et (PV_2) à la constitution desquels participent les hélices foliaires initiales (D_1), (D_2) et les parastiques supplémentaires (D'_1), (D''_1), (D'''_1), (D'_2) issues de la multiplication des deux centres organogènes originels. Trois pseudo-verticilles successifs (PV_3), (PV_4), (PV_5) font suite à la première rosette foliaire et sont formés par les hélices (D'''_1), (D''_1), (D'_1), (D_1) et (D_2).

Les 5 pseudo-verticilles (PV_1) à (PV_5) représentent les signes morphologiques d'une propension à fleurir. L'état faiblement induit est réversible et se traduit par une réduction progressive du nombre des centres générateurs : au niveau du segment foliaire élargi, 45, s'est produit la fusion des hélices (D_2) et (D''_1). Deux mois après le début des expériences, le méristème apical, redevenu typiquement végétatif, présente un fonctionnement organogène dextrorse à deux centres organogènes.

Figure 55 D.– Deux mois après l'application des trois cycles photoinducteurs, la tige développée montre dans les parties moyenne et supérieure, plusieurs séries de pseudo-verticilles foliaires dont les trois premiers (PV_1), (PV_2), (PV_3) contractés, portent des feuilles de morphologie normale ou légèrement modifiée (le limbe dissymétrique et plus ou moins concave présente une réduction de l'indentation marginale glanduleuse au niveau de sa portion basale atténuée).

Deux dédoublements successifs du centre générateur de l'hélice (D_2), apparents au-dessus des insertions foliaires d'ordre 10 et 12, sont à l'origine de deux hélices supplémentaires (D'_2) et (D''_2) ; au-dessus de la feuille d'ordre 19, un troisième dédoublement du centre générateur de l'hélice (D'_2) nouvellement créée, est à l'origine de la formation d'une 5ème hélice (D'''_2). Au-dessous du pseudo-verticille (PV_4), le fonctionnement asynchrone du centre générateur des parastiques (D_2) et (D''_2) a produit de façon anticipée deux feuilles (26 et 27) dont l'insertion se trouve décalée. Remarquons que l'hélice (D_2) contribue à la formation du pseudo-verticille (PV_4) en fournissant successivement deux feuilles d'ordre 26 et 29.

La rosette constituée par les verticilles (PV_1), (PV_2), (PV_3) est le résultat de la participation des 5 parastiques dont 3 sont obtenues par dédoublements successifs de l'une des hélices foliaires initiales ; ces différentes hélices interviennent aussi dans la formation des verticilles supérieurs auxquels elles apportent chacune une feuille (la parastique D_2 en apporte deux au niveau du verticille PV_4).

Au niveau des pseudo-verticilles (PV_6) et (PV_7), on note la présence de quelques bourgeons axillaires végétatifs.

Comme dans les exemples précédents, ces faits morphologiques traduisent un début d'initiation florale dont l'effet rémanent est de courte durée : trois mois après le début du traitement, l'apex méristématique présente, de nouveau, un fonctionnement typiquement végétatif.

β.– *Formations axillaires latérales ayant subi un début d'organogenèse florale*

Les feuilles d'ordre 11 à 13 axillent de petits rameaux secondaires contractés présentant une grande variabilité de constitution et dont le premier entrenœud est adné partiellement ou sur toute sa longueur avec la tige, ce fait rappelant le phénomène de concrescence des pédoncules des fleurs axillaires latérales avec l'axe principal, chez les plantes témoins (fig. 56). Divers caractères montrent que de telles formations axillaires ont subi un début d'organogénèse florale ; suivant la nature de leurs modifications morphologiques, nous les classerons en 2 catégories.

– Rameaux végétatifs à phyllotaxie en partie modifiée

Dans 40 % des cas, les rameaux portent des feuilles végétatives alternes mais la contraction des entrenœuds s'accompagne d'une augmentation du nombre des hélices foliaires.

Figure 57 B.– Les 2 premières feuilles du rameau (1 et 2) sont respectivement situées sur 2 hélices foliaires dextres prolongées (D_1) (traits obliques) et (D_2) (pointillé) ; les cicatrices foliaires situées sur la parastique (D_1) sont chevauchantes et régulièrement réparties jusqu'à l'apex du bourgeon ; les cicatrices 3 et 5 sont situées sur 2 hélices différentes issues de la multiplication du centre générateur de l'hélice foliaire initiale (D_2) ; la disposition des pièces insérées sur ces 2 hélices s'est effectuée synchroniquement jusqu'à l'apex méristématique. Un bourgeon latéral d'ordre 3 occupe encore normalement chaque aisselle foliaire mais son développement ne s'effectuera pas dans nos conditions expérimentales.

– Formations axillaires encore chlorophylliennes mais dont les caractères morphologiques et phyllotaxiques indiquent un stade plus avancé de l'organogénèse florale

Dans 60 % des cas, les pièces foliacées des rameaux axillaires contractés sont disposées de façon à simuler une fleur (fig. 56).

Fig. 57 C.– Les 20 pièces foliacées externes sont disposées sur des cycles incomplets hétéromères (dimères ou trimères) ; le limbe réduit, concave ou gaufré, présente une réduction de l'indentation marginale glanduleuse et, dans certains cas (fig. 56, feuille FS_1) une modification de la vascularisation ; au centre de cette fleur virescente (à partir de la 21ème pièce foliacée), la phyllotaxie devient spiralée et chacune des pièces axille un petit mamelon méristématique qui ne se développe pas. Deux pièces sépaloïdes chlorophylliennes (1 et 2) sont

Légende de la figure 57

Diagrammes de formes de transition entre rameau latéral normal et fleur latérale.

A.– Rameau latéral normal. Deux hélices foliaires dextres, D_1 (traits obliques) et D_2 (pointillé).

B.– Rameau axillaire développé à la suite d'un traitement de 3 cycles photoinducteurs. Des anomalies phyllotaxiques annoncent une propension à fleurir ; D_1 et D_2, hélices foliaires dextres respectivement indiquées par des traits obliques et un pointillé ; D'_2, hélice foliaire supplémentaire obtenue par dédoublement du centre générateur de l'hélice foliaire D_2.

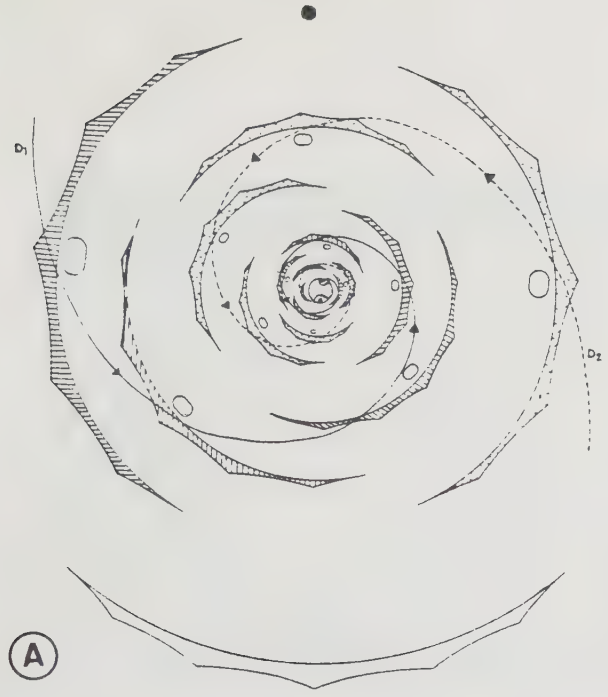
C.– Rameau latéral très modifié. Un début d'organogénèse florale est décelable grâce à la disposition typiquement florale des 21 pièces foliacées externes. On reconnait les 2 hélices foliaires initiales S_1 et S_2 respectivement marquées par des traits obliques et un pointillé ; deux dédoublements successifs de l'hélice S_1 sont apparents, l'un après initiation de la pièce 1, l'autre après initiation de la pièce 5.

Les pièces insérées sur le trajet de l'hélice supplémentaire S'_1 sont dépourvues de représentation particulière ; celles qui sont sur le trajet de l'hélice S''_1 sont indiquées par des traits obliques doubles.

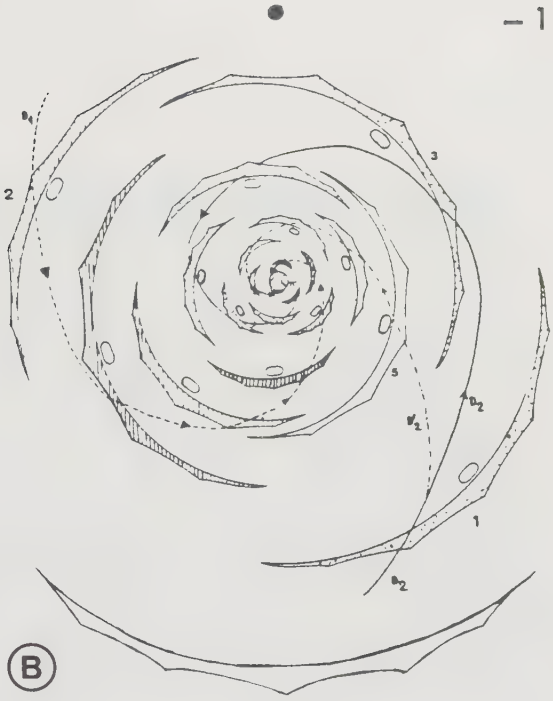
D.– Bourgeon à caractères floraux induits par 4 cycles eupériodiques ; on observe la pétalisation partielle des pièces de plusieurs verticilles ; quelques staminodes stériles précèdent un petit bourgeon végétatif central.

E.– Bourgeon à caractères floraux induit par 4 cycles eupériodiques. L'androcée est représenté par deux étamines et quelques staminodes. Le gynécée rudimentaire est représenté par des pièces carpelloïdes dont les 3 antérieures sont connées par les marges.

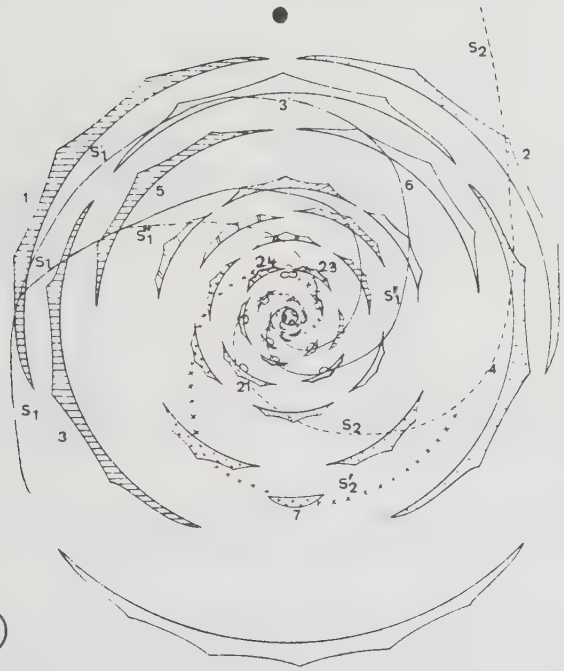
F.– Bourgeon floral induit par 4 cycles eupériodiques et présentant un androcée et un gynécée rudimentaires. L'hélice florale D_2 est dédoublée après l'insertion de la pièce sépaloïde 2 et de la pièce pétaloïde 7.


D1
D2

A

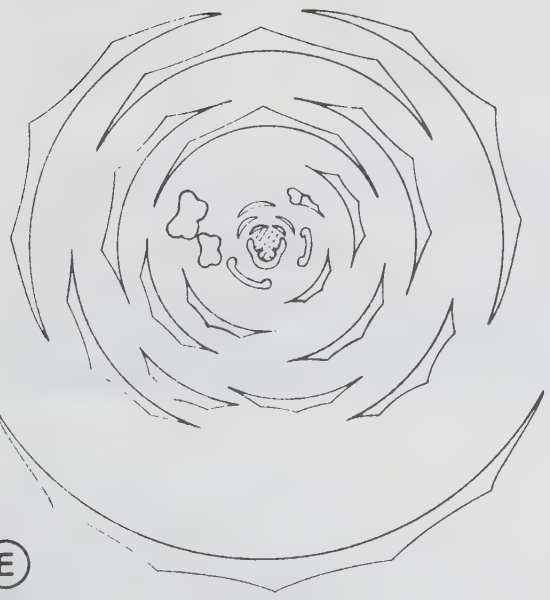

2
3
1

B

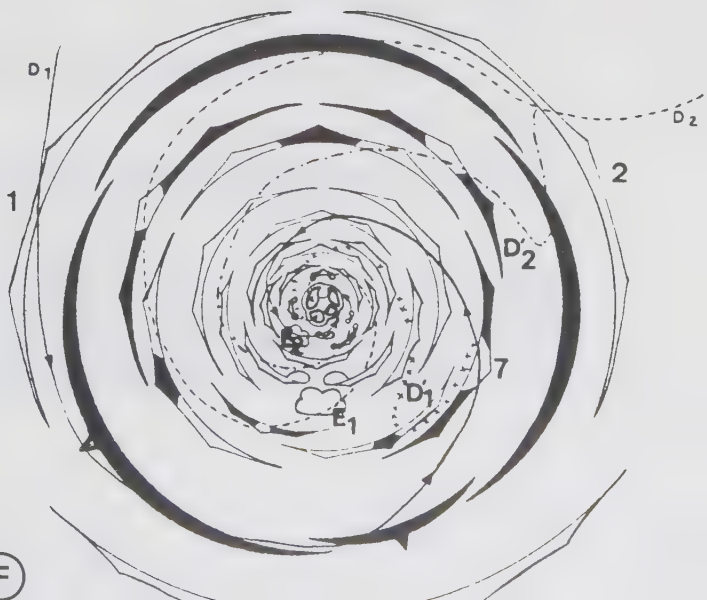

S2
3
S1
2
1
5
6
S'1
S1
24
23
S'1
21
4
S1
3
S2
S'2
7

C

D



E


D1
D2
1
2
D'2
7
D'1
E1

F

insérées à la base de 2 parastiques senestres (S_1) et (S_2) ; les pièces foliacées 3 et 3' insérées symétriquement par rapport à la pièce 1 témoignent d'un dédoublement du centre générateur de l'hélice (S_1), survenu immédiatement après son initiation ; les 2 hélices ainsi produites (S_1, S'_1), fonctionnent de façon synchrone jusqu'à l'apex méristématique mais il faut noter un second dédoublement de l'hélice (S_1) face à la pièce foliacée 5, fournissant une troisième hélice (S''_1) (traits obliques doubles). Après initiation des pièces foliacées 2 et 4, le centre générateur de l'hélice (S_2) subit un premier dédoublement à l'origine de 2 hélices (S_2) (pointillé) et (S'_2) (croix). Les feuilles 23 et 24, connées par une de leur marge, axillent un complexe méristématique double témoignant de la fusion des centres générateurs des hélices foliaires (S'_2) et (S''_1), dont le résultat est la réduction du nombre des parastiques en rapport avec l'épuisement progressif de la stimulation à la mise à fleur. Deux mois après le début du traitement, le méristème apical a retrouvé un fonctionnement végétatif typique ; une prolifération végétative centrale porte de nombreuses feuilles en disposition alterne et peut atteindre 6 centimètres de long.

REMARQUE

Les formations axillaires virescentes décrites proviennent du développement de méristèmes latéraux légèrement induits à la mise à fleur ; les anomalies phyllotaxiques (augmentation du nombre des hélices foliaires, inhibition de croissance intercalaire, disposition verticillée) traduisent un début d'organogénèse florale.

LOT 4

Deux mois après le début de l'expérience, 4 cycles photoinducteurs ont induit diverses variations morphologiques.

α) Formation de verticilles sur l'axe principal ; dans les trois premiers la pétalisation partielle des pièces annonce le périanthe de la fleur terminale prolifère.

β) Acquisition d'une phyllotaxie régulièrement verticillée, caractérisant les rameaux latéraux ; des sépales encore chlorophylliens, morphologiquement reconnaissables, précèdent des pièces chlorophylliennes ou pétalisées. Ces phénomènes sont accompagnés dans 20 % des cas de l'initiation de pièces reproductrices.

γ) Apparition d'inflorescences axillaires virescentes de constitution variable.

α).–*Formation de verticilles annonçant le périanthe de la fleur terminale*

Figure 55 E.– Au-dessus de la 17ème feuille, une rosette de pièces pétaloïdes est constituée de trois pseudo-verticilles (PV_1), (PV_2), (PV_3) étroitement superposés et surmontés de 6 verticilles (V_4) à (V_9), séparés par des entrenœuds allongés, poilus, à caractère de tige. Les pseudo-verticilles (PV_2) et (PV_3) sont constitués de feuilles modifiées (fig. 58 A à B) dont le limbe asymétrique,

parfois déprimé ou légèrement concave, porte sur les marges des traces de pétalisation, P. Dans les 6 verticilles supérieurs, les feuilles de feuillage ont une morphologie normale.

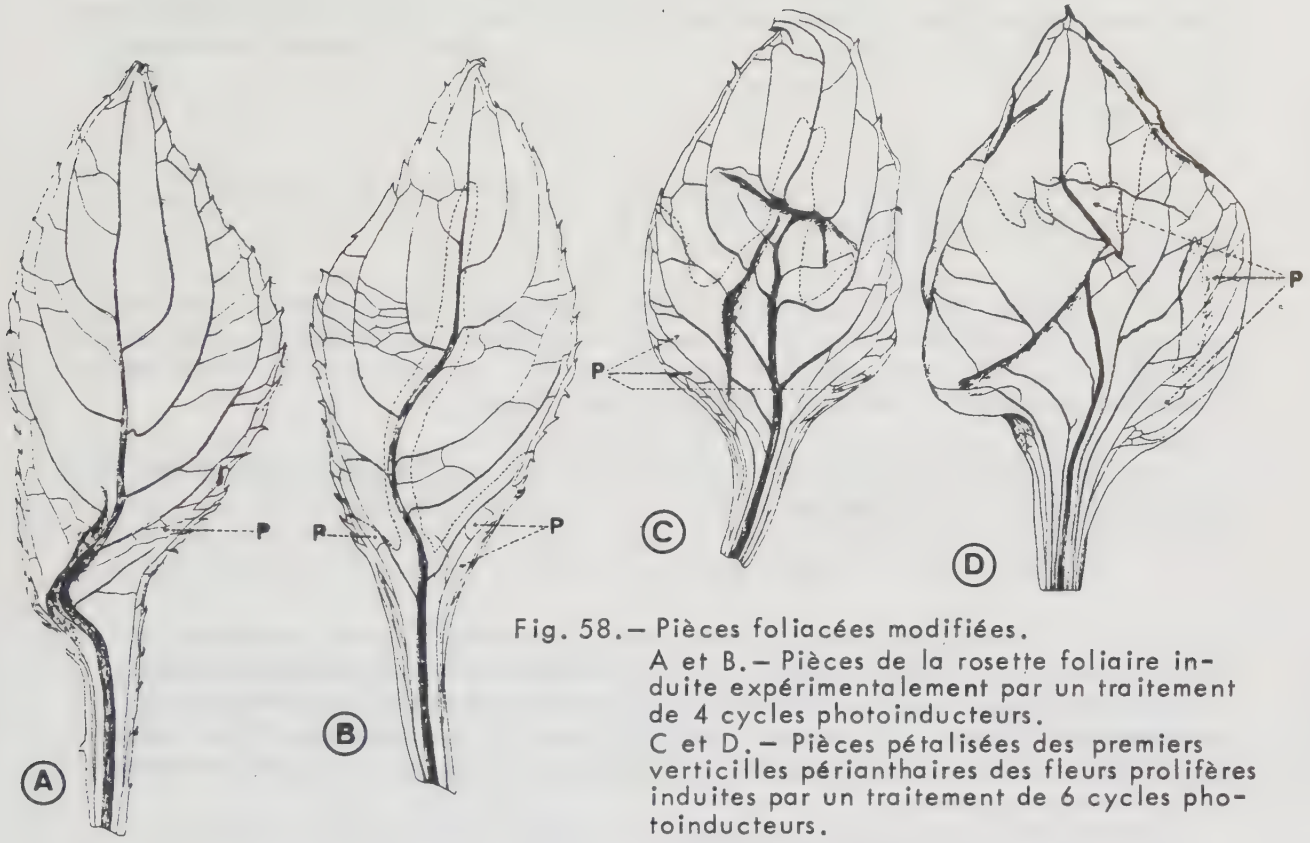


Fig. 58.– Pièces foliacées modifiées.
A et B.– Pièces de la rosette foliaire induite expérimentalement par un traitement de 4 cycles photoinducteurs.
C et D.– Pièces pétalisées des premiers verticilles périanthaires des fleurs prolifères induites par un traitement de 6 cycles photoinducteurs.
P, Traces de pétalisation.

La portion de tige développée en éclairement dyspériodique présente deux hélices foliaires senestres : (S_1, traits obliques) et (S_2, pointillé). On observe, comme dans les exemples précédents (Lots 2 et 3), l'apparition d'hélices supplémentaires (S'_1, traits obliques doubles) et (S'_2, pointillé) au-dessus des cicatrices d'ordre 13 et 14. Trois autres dédoublements de centres générateurs s'opèrent au-dessus des pièces 17 de la tige et 19 et 24 de la "rosette périanthaire" et fournissent trois hélices supplémentaires, ($S"_1$), ($S"_2$), (S'''_1).

Les 2 hélices originelles et les 4 hélices supplémentaires contribuent à l'édification des 6 verticilles supérieurs de la tige mais les hélices (S'_2) et ($S"_2$) subissent une fusion sous le segment foliaire 47 élargi. Une seconde fusion (S'_1 et $S"_1$) se produit au-dessus du verticille (V_7) sous le segment 59.

On voit que 4 cycles eupériodiques produisent, chez des plantes cultivées en dyspériode, un début d'initiation de fleur terminale où la pétalisation des pièces verticillées constitue une étape morphogénétique supplémentaire.

β.– *Rameaux latéraux à phyllotaxie verticillée*

Ils sont de 3 types différents.

- Dans 80 % des cas, les plantes se présentent comme dans le lot 3 mais les 2 pièces sépaloïdes du verticille externe sont le plus souvent éperonnées. Les pièces foliacées des 2ème et 3ème verticilles sont partiellement pétalisées, les pièces végétatives centrales sont insérées selon des verticilles ou une phyllotaxie alterne.

- Dans 10 % des cas, les rameaux sont prolifères mais présentent quelques pièces reproductrices.

Figure 57 D.– Un calice dimère chlorophyllien précède la corolle polycyclique hétéromère constituée de pièces foliacées partiellement pétalisées ; les pièces d'un androcée rudimentaire (staminodes), protègent un bourgeon méristématique composé de quelques pièces indifférenciées.

- Dans 10 % des cas, un périanthe virescent enveloppe des pièces reproductrices mâles et femelles.

Nous décrirons 2 exemples.

Figure 57 E.– Les pièces externes chlorophylliennes constituent un calice dimère et une corolle polycyclique hétéromère d'une dizaine de pièces. L'androcée polycyclique présente des pièces foliarisées stériles, 2 étamines, quelques staminodes ; le gynécée, très rudimentaire, est formé de pièces carpelloïdes (2 libres et 3 connées par leur marge), protégeant un apex méristématique qui ne se développe pas.

Figure 57 F.– Calice dimère de pièces chlorophylliennes ; corolle hétéromère comprenant un premier cycle de 4 pétales (les 2 pétales antérieurs, de taille différente, sont munis d'un onglet) et un second cycle incomplet (2 pièces postérieures pétalisées) auquel font suite une série de pièces plus ou moins chlorophylliennes dont la disposition n'est qu'imparfaitement verticillée (la pièce 7, dont l'insertion est oblique, occupe une position intermédiaire entre le 2ème cycle pétaloïde dimère et les verticilles suivants) ; androcée polycyclique composé de 2 étamines fertiles (E_1) et (E_2), de pièces foliacées stériles et de pièces foliacées porteuses d'un ou de deux sacs polliniques ; gynécée rudimentaire stérile présentant un mamelon méristématique axial.

Dans cette fleur, il est encore possible de distinguer le trajet des hélices florales. Les cicatrices des sépales 1 et 2 marquent l'origine de 2 hélices dextres (D_1) et (D_2) ; (D_1) subit une multiplication de son centre générateur après la pièce pétaloïde 7, origine d'une hélice supplémentaire (D'_1, croisillons) ; (D_2) subit un dédoublement précoce de son centre générateur après le sépale 2, origine d'une hélice supplémentaire (D'_2, points-tirets).

La morphologie et la disposition des pièces de cette fleur révèlent une instabilité physiologique ; après initiation d'une corolle normale s'est établie une

organogénèse de tendance végétative (pièces virescentes, disposition imparfaitement verticillée) puis de nouveau une organogénèse de type floral (quelques pièces reproductrices mâles et femelles disposées en verticilles). Ces observations conduisent à penser que le méristème axillaire a subi une initiation d'abord florale (application des 4 cycles photoinducteurs), puis végétative (retour des plantes en dyspériode), de nouveau florale (effet rémanent de la stimulation photopériodique).

γ.– *Inflorescences axillaires virescentes*

Une autre conséquence de l'application des 4 cycles eupériodiques est la modification morphologique des rameaux axillés par les feuilles d'ordre 7 à 9; leur constitution varie depuis le rameau végétatif normal dont les feuilles alternes axillent des méristèmes végétatifs d'ordre 3, jusqu'aux rameaux à entrenœuds courts ou inhibés dont les feuilles modifiées en pièces bractéales axillent un rameau végétatif ou une fleur prolifère.

Figure 60 A.– Le premier entrenœud du rameau secondaire axillé par la feuille d'ordre 9 est avorté. La feuille (F'_1), de taille réduite, insérée à la base du rameau, axille un bourgeon végétatif ; le limbe légèrement concave dans la partie distale montre une diminution du nombre des dents marginales ainsi qu'une modification du réseau vasculaire annonçant la forme bractéale. La morphologie et la phyllotaxie des feuilles suivantes sont normales.

Figure 60 B.– Le premier entrenœud du rameau secondaire n'est pas développé. Une pièce bractéale (BF'_1) axille un rameau de 3ème ordre (R.FL) montrant les premiers signes d'une propension à fleurir : on distingue en effet, insérées sur 2 verticilles, deux pièces foliacées externes (SF_1 et SF_2) et 5 pièces foliacées internes précédant un bourgeon méristématique central.

Figure 60 C.– Le premier entrenœud du rameau secondaire (R.II) est normalement développé, l'entrenœud suivant est avorté de sorte que les feuilles modifiées (BF'_1) et (BF'_2) sont opposées ; la première axille un bourgeon végétatif normal, la seconde une fleur prolifère virescente (FL), où l'on reconnaît un cycle de pièces sépaloïdes et plusieurs cycles de pièces pétaloïdes encadrant un mamelon méristématique central ; la partie distale du rameau secondaire végétatif est normalement constituée.

LOT 6

Chez certaines plantes de ce lot, les fleurs et les inflorescences virescentes sont comparables à celles du lot 4 ; chez d'autres, la période organogénétique florale ou inflorescentielle s'est maintenue plus longuement, aboutissant à la formation de fleurs ou d'inflorescences presque parfaites. Nous examinerons successivement les anomalies existant dans les fleurs terminales et latérales et dans les inflorescences axillaires.

α.– *Fleur terminale prolifère*

Chez la moitié des plantes, la pétalisation marginale et la disposition verticillée des pièces foliacées traduisent la similitude des effets de 4 ou 6 cycles eupériodiques ; chez l'autre moitié des plantes, on observe une pétalisation plus importante des pièces dans les 3 premiers verticilles (PL. I, fig. 2 c et 2 d) ; ces pièces ont une morphologie intermédiaire entre la feuille de feuillage et le pétale (fig. 58 C, D) ou plus rarement la morphologie d'un véritable pétale ; dans ce dernier cas, des feuilles pétalisées, puis des pièces foliacées entièrement chlorophylliennes, font suite aux verticilles.

β.– *Fleurs latérales*

Elles peuvent être classées en trois catégories différentes. Certaines sont prolifères (42 % des cas) mais le calice et la corolle sont normaux ; d'autres sont complètes, hermaphrodites ou présentent un gynécée rudimentaire.

Légende de la figure 59

A.– Fleur prolifère induite par 6 cycles photoinducteurs. Le calice et la corolle sont morphologiquement différenciés ; le centre floral est occupé par un bouquet de pièces végétatives. Le trajet de l'hélice D_1 est indiqué par un trait simple. L'hélice D_2 représentée par des pointillés et des tirets est dédoublée 2 fois ; deux parastiques supplémentaires, D'_2 et D''_2, respectivement indiquées par des tirets et des croisillons, sont apparentes. Les flèches indiquent l'emplacement de 2 entrenœuds anormalement développés.

B.– Fleur hermaphrodite induite par 6 cycles photoinducteurs. Les pétales antérieurs des deux premiers cycles de la corolle sont avortés. Le gynécée est rudimentaire.

C.– Fleur hermaphrodite induite par 6 cycles photoinducteurs. Corolle normale suivie de pièces foliacées plus ou moins chlorophylliennes précédant elles-mêmes un androcée et un gynécée morphologiquement différenciés ; les verticilles successifs de cette fleur traduisent un état physiologique instable (floral, végétatif, puis de nouveau floral).

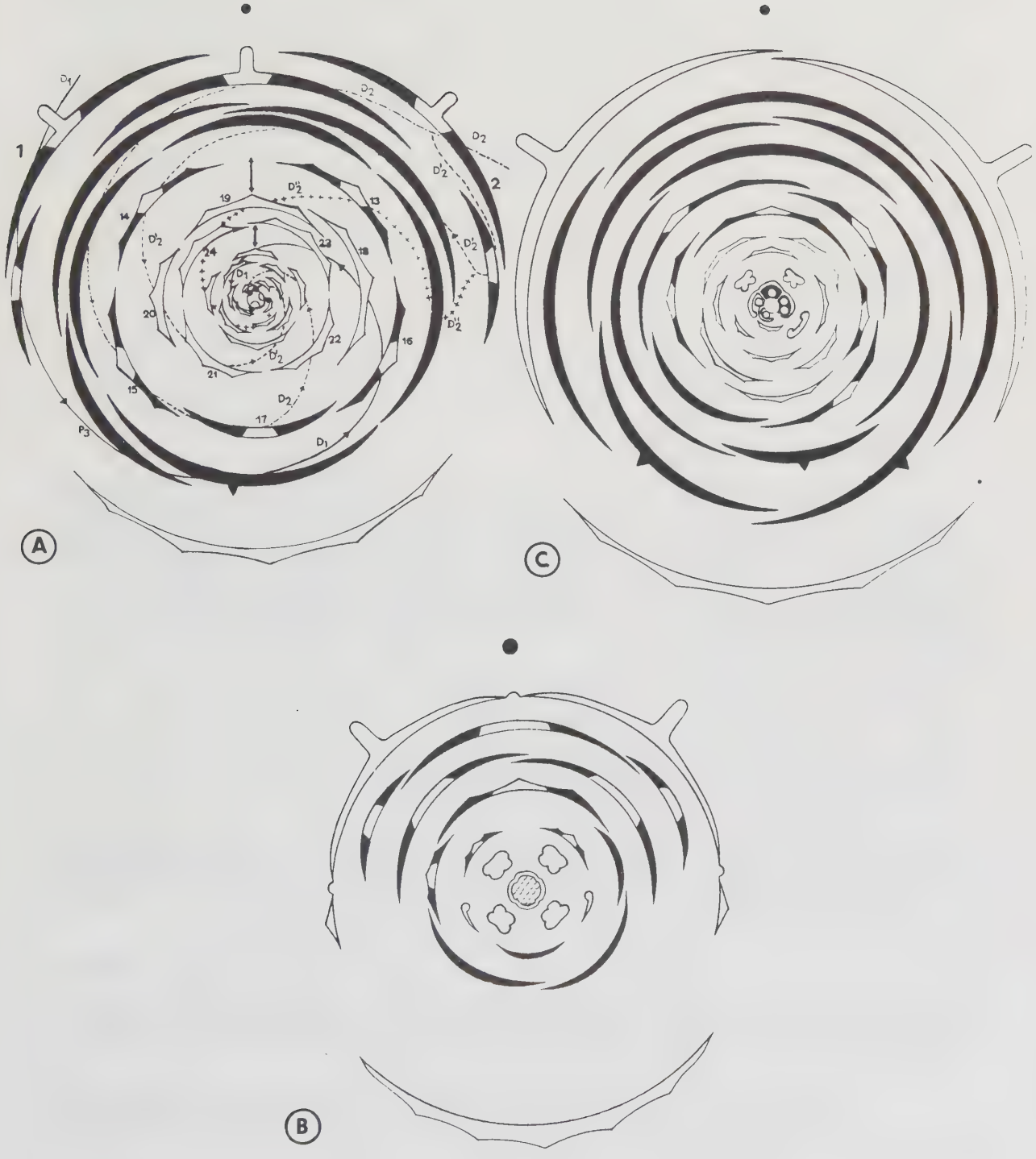

A
B
C
1
2
P3
D1
D2
D'2
D''2
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

Figure 59 A.– Le calice double est formé de sépales encore partiellement chlorophylliens dont les 3 postérieurs sont éperonnés. La corolle double, irrégulière, est constituée de 7 pétales normaux ; le pétale (P_3) occupe une position intermédiaire entre le premier et le deuxième cycle de la corolle ; le cycle de pièces internes (13 à 17) renferme des pétales portant des traces chlorophylliennes. A la suite de ce cycle, l'axe floral allongé, formant un entrenœud de 2 mm de long, porte une première rosette de pièces foliacées (18 à 24) insérées en spirale ; au-dessus, l'axe s'est encore allongé et porte une seconde rosette de 2 cycles tétramères de pièces chlorophylliennes. Des petites feuilles primordiales encadrent le point végétatif central. Dans cet exemple, il est encore possible de suivre le trajet des 2 hélices foliaires dextres (D_1) et (D_2) partant des sépales 1 et 2 ; deux hélices florales supplémentaires (D'_2) et (D''_2), issues de 2 dédoublements successifs du centre générateur de l'hélice (D_2) fonctionnent synchroniquement jusqu'au point végétatif central où l'on observe une fusion des hélices (D_2) et (D'_2) (retour à un fonctionnement typiquement végétatif par appauvrissement du nombre des parastiques).

Figure 59 B.– La fleur incomplète, anormale, est dépourvue de la plupart des pièces antérieures de la corolle ; le gynécée rudimentaire, stérile, encadre un mamelon méristématique central qui avorte ou édifie parfois quelques ovules rudimentaires. Certaines pièces du troisième verticille de la corolle et du premier cycle staminal sont virescents.

Figure 59 C.– Le calice dimère et éperonné, précède une corolle polycyclique et hétéromère : 3 pétales dans un premier cycle incomplet, 4 pétales dans les second et troisième cycles (les deux pétales antérieurs mucronnés du deuxième cycle sont insérés obliquement) ; les verticilles suivants, constitués de pièces foliacées colorées ou non, précèdent un androcée tétramère (2 étamines, un staminode et une pièce foliacée). La région ovarienne du gynécée ouvert, anormal, abrite des ovules.

Y.– *Inflorescences axillaires virescentes*

Les méristèmes axillaires ont subi une organogénèse inflorescentielle plus apparente que chez les plantes du lot précédent.

Figure 60 D.– Deux boutons floraux complets ou en voie d'organogénèse florale (FL_1), (FL_2) sont situés à la base du rameau latéral (R.II) dont les deux premiers entrenœuds sont courts ou avortés ; à la partie distale du rameau, assez contractée, se trouvent 16 feuilles ou primordiums foliaires.

Figure 60 E.– L'inflorescence contractée est presque parfaite ; elle porte, en séquence acropète, 2 bractées fertiles (BR_1) et (BR_2) axillant chacune un petit bouton floral, puis une série de phyllomes végétatifs dont deux axillent des mamelons méristématiques floraux qui ne se développent pas.

Il faut noter que les méristèmes inflorescentiels, décrits précédemment chez les plantes des lots 4 et 6, sont le plus souvent abortifs et ne se développent pas dans nos conditions expérimentales.

LOT 8

Au-dessus des dernières feuilles initiées en conditions de culture dyspériodiques, les plantes présentent un axe principal contracté, plus court que celui des plantes des lots 1 à 6 et sur lequel sont insérées les pièces pétalisées qui annoncent la fleur terminale. Les fleurs latérales solitaires sont prolifères dans 33 % des cas (le calice et la corolle normaux précèdent un bourgeon végétatif dont la phyllotaxie est verticillée) ou hermaphrodites (l'axe placentaire porte des ovules et, dans certains cas, des phyllomes végétatifs). Les inflorescences axillaires, rarement virescentes, sont de petites grappes contractées réduites à 2 ou 3 fleurs zygomorphes, complètes, qui arrivent à maturité.

α.– *Fleur terminale prolifère*

Dans la plupart des cas, on peut distinguer 8 ou 9 verticilles hétéromères plus ou moins contractés (pétales normaux formant un périanthe de 3 ou 4 cycles, pétales virescents sur 2 ou 3 cycles, deux cycles de feuilles à marges pétalisées) ; la prolifération centrale est représentée par quelques feuilles de feuillage (PL. I, 2e). On peut encore observer le trajet des hélices foliaires sur l'axe plus court que celui des plantes du lot précédent.

Figure 55 F.– Dans sa portion développée en conditions dyspériodiques (au-dessous de la feuille 13), la tige présente 2 hélices à enroulement senestre (S_1) et (S_2). Une première série de 8 verticilles contractés de pièces pétaloïdes (V_1) à (V_8) est suivie de 3 autres verticilles de feuilles ; 2 entrenœuds allongés séparent les verticilles (V_8), (PV_9) et (V_{10}). Un premier dédoublement du centre générateur de l'hélice (S_1), au-dessus de la feuille d'ordre 15, est à l'origine de 2 hélices florales dont l'une (S'_1) est à son tour dédoublée au-dessus de l'insertion foliaire 16 ; les 2 hélices nouvellement formées (S'_1) et (S''_1), synchrones, porteuses de 2 séries de cicatrices foliaires, fusionnent sous la pièce 42. Un premier dédoublement du centre générateur de l'hélice (S_2) apparent au-dessus de la cicatrice d'ordre 12, est suivi de 2 autres dédoublements successifs se produisant au niveau des premier et deuxième verticilles périanthaires ; l'hélice foliaire (S_2) est donc à l'origine de 5 hélices florales (S''_2), (S_2), (S'''_2), (S'_2), (S) ; ces deux dernières se rejoignent sous la pièce 44. Huit hélices florales, dont 2 ont une existence éphémère, participent ainsi à l'édification des verticilles de la fleur prolifère ; on observe au niveau du segment foliaire 65 la réduction du nombre des hélices par fusion de 3 d'entre elles (S'_2), (S'_1), (S_1).

Nous pouvons résumer la composition de la fleur terminale de la façon suivante :

- 1er verticille périanthaire (V_1), 5 pièces sépaloïdes ou pétaloïdes situées sur 4 hélices florales provenant du dédoublement des 2 hélices de la tige (le dédoublement s'opère au-dessus des feuilles 12 et 15) ;

- 2ème verticille périanthaire (V_2), 4 pétales insérés sur les 4 hélices florales décrites ;

- 3ème verticille périanthaire (V_3), 8 pétales insérés sur 8 hélices florales issues du dédoublement des 4 hélices précédentes ;

- 4ème verticille (V_4), 8 pétales insérés sur les mêmes hélices florales dédoublées ;

Légende de la figure 60

Séries de formes de transition, entre pousse axillaire végétative et inflorescence axillaire observée après induction photopériodique.

A.– Rameau de second ordre R.II (4 cycles photoinducteurs). Le premier entrenœud est totalement avorté (insertion de la feuille F'_1 à la base du rameau).

CF, Cicatrice de la feuille axillante ; B.ax, bourgeon axillaire.

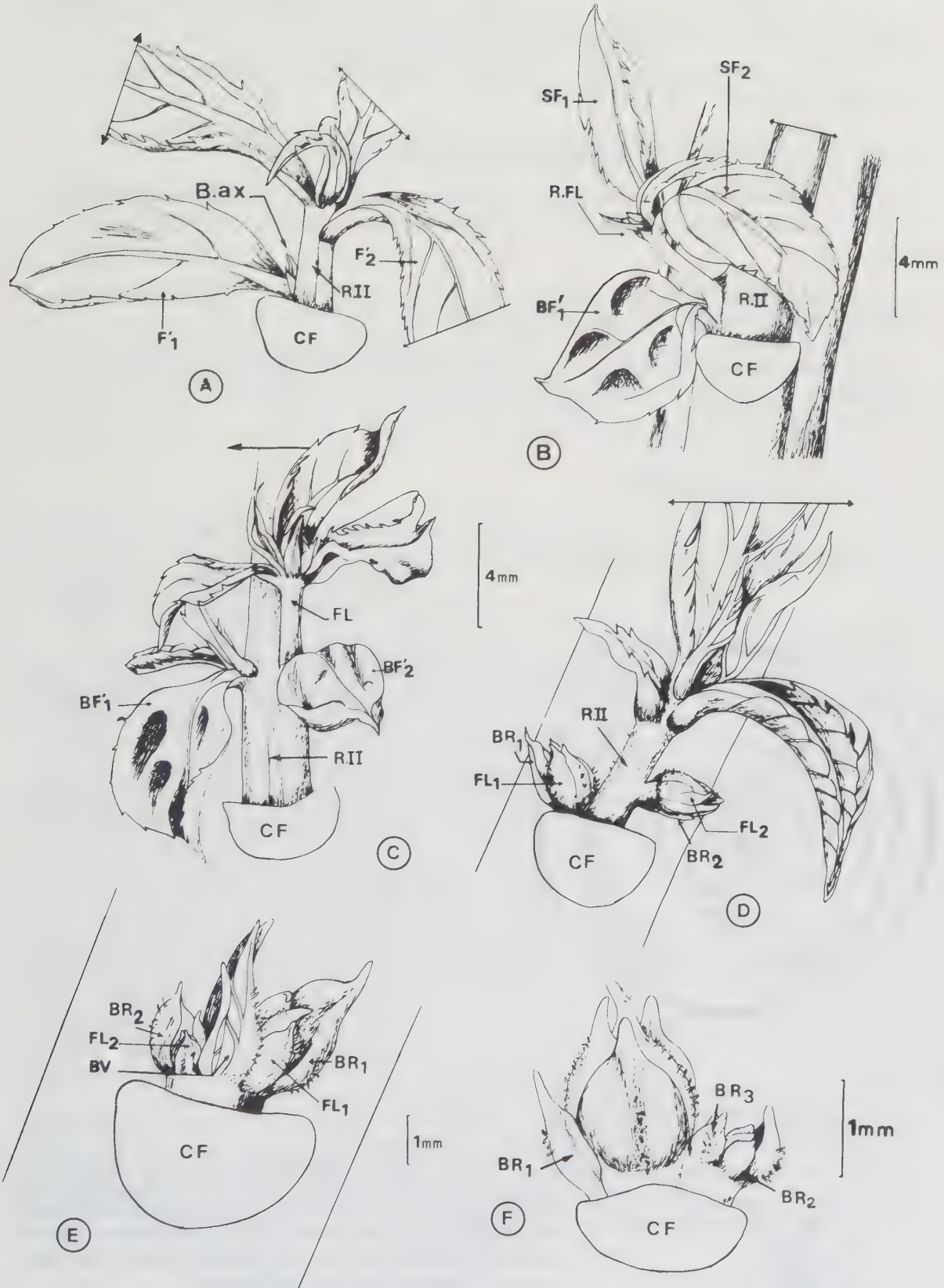
B.– Base du rameau secondaire R.II. Le premier entrenœud est réduit ; la feuille basale BF'_1, modifiée, axille un rameau de 3ème ordre, R.FL, ayant subi un début d'organogénèse florale ; les deux premières pièces sépaloïdes, SF_1 et SF_2, sont insérées sur un même verticille.

C.– Base du rameau axillaire, R.II. L'entrenœud basal est normalement développé, l'entrenœud supérieur réduit et la disposition des deux premières feuilles (BF'_1 et BF'_2) est distique ; ces dernières, modifiées, axillent l'une (BF'_1) un bourgeon végétatif, l'autre (BF'_2) une fleur prolifère où l'on reconnait des pièces sépaloïdes et pétaloïdes.

D.– Rameau florifère, R.II. La portion proximale est occupée par deux bractées, BR_1 et BR_2 axillant chacune un bouton floral, FL_1, FL_2 ; la portion distale du rameau est occupée par un bouquet de feuilles.

E.– Rameau florifère très condensé. Les deux bractées BR_1 et BR_2 axillent des boutons floraux ; la région centrale est occupée par un bourgeon végétatif, BV, assez réduit.

F.– Inflorescence axillaire normale.


B.ax
F'2
RII
F'1
CF
A
SF1
SF2
R.FL
4mm
BF'1
R.II
CF
B
FL
BF'2
BF'1
RII
CF
C
4mm
RII
BR1
FL1
FL2
CF
BR2
D
BR2
FL2
BV
BR1
FL1
CF
1mm
E
BR3
1mm
BR1
BR2
CF
F

- 5ème verticille (V_5), 7 pétales virescents (perte d'une hélice florale par fusion de 2 hélices au-dessus des pétales 36 et 37) ;

- 6ème verticille (V_6), 6 pétales virescents (nouvelle perte d'une hélice florale au-dessus des pétales 43 et 44 ;

- 7ème et 8ème verticilles (V_7 et V_8), constitués chacun de 6 feuilles à marge pétalisée insérées sur 6 hélices florales différentes ;

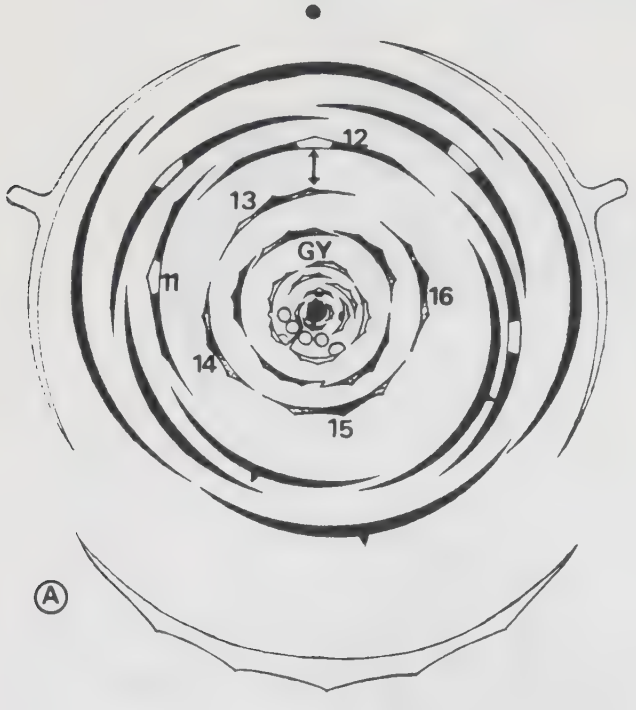
- 9ème verticille (PV_9), incomplet, comprenant 3 feuilles précédées d'un entrenœud allongé à caractère végétatif et insérées sur les hélices (S_1), ($S"_2$), (S_2) ;

- 10ème verticille (V_{10}), 5 feuilles. Le segment foliaire 65, large, révèle la fusion de 3 hélices florales (S_1), (S'_2), (S'_1).

60 jours après le début du traitement photoinducteur, le méristème terminal tend à reprendre un fonctionnement végétatif, le nombre des hélices foliaires est alors réduit à 4.

β.– *Fleur latérale*

Figure 61 A.– Le calice comprend 2 sépales verts, éperonnés ; le premier cycle tétramère de la corolle précède 8 pétales portant des traces chlorophylliennes et dont la disposition est intermédiaire entre les modes spiralé et verticillé. Les pièces 11 et 12 sont situées à la base d'un entrenœud velu, allongé, mesurant 0,5 cm et présentant des caractères de tige ; au sommet de cet entrenœud, 4 feuilles (13 à 16), insérées obliquement sur l'axe, portent des traces de pétalisation. Le verticille suivant pentamère est constitué de feuilles pétalisées précédant un gynécée central prolifère (GY), de structure très complexe. Virescent, il est constitué d'un axe central et d'une paroi provenant de 2 pièces foliacées libres et 3 pièces carpelloïdes connées munies de sacs polliniques (deux d'entre elles abritent des ovules) ;



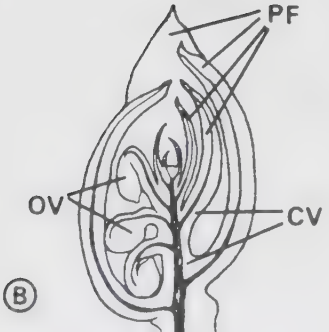


Fig. 61.– A, Fleur prolifère induite par 8 cycles photoinducteurs. Le centre floral est occupé par 5 pièces foliacées (3 sont connées) constituant une sorte de gynécée rudimentaire, GY, dont l'axe porte indifféremment des ovules et des feuilles en position diamétralement opposées.
B, Schéma du "gynécée" établi après examen de coupes sériées.
PF, Pièces foliacées ; OV, ovules ; CV, cordons vasculaires.

l'axe central porte, d'un côté (région antérieure) 6 ovules et de l'autre côté (région postérieure) plusieurs petites feuilles alternes dont les dernières protègent un apex méristématique. Deux de ces petites feuilles axillent un méristème latéral. La figure 60 B représente schématiquement la disposition particulière de cet ensemble.

Nous constatons que cette fleur prolifère présente des pièces florales normales (calice, premier cycle de la corolle), des pièces dont la morphologie et la disposition ont des caractères végétatifs, des pièces reproductrices à caractères hermaphrodites insérées sur un axe central porteur d'ovules sur un côté et de feuilles de l'autre côté).

Il s'agit, comme dans l'exemple cité p. 120, d'un cas d'instabilité physiologique : après une phase reproductrice consécutive à l'application de 8 cycles photopériodiques se sont installées une phase végétative (retour en éclairement dyspériodique), puis une phase reproductrice par effet rémanent de la photostimulation ; une nouvelle phase végétative a suivi l'épuisement de la stimulation à la mise à fleur responsable de la prolifération végétative de l'axe placentaire.

LOT 10

Cinq semaines après le début de leur application, 10 cycles photoinducteurs ont produit des morphoses variées.

α) Fleurs terminales incomplètes (PL. I, 2 f) comportant, comme chez les plantes du lot 8, 3 verticilles de sépales et pétales, 2 verticilles de pétales virescents, 2 verticilles de pièces à marge pétalisée suivis d'une prolifération centrale végétative (prolifération frondipare).

β) Fleurs solitaires latérales hermaphrodites dont certaines pièces de la corolle et de l'androcée étaient partiellement chlorophylliennes (quelques rares cas de prolifération végétative de la colonne placentaire étaient observés).

γ) Inflorescences axillaires bi- ou triflores bien constituées.

Assez rarement (10 % des cas), nous avons observé la présence d'un sac pollinique sur l'une des pièces foliacées situées dans la région végétative centrale de la fleur terminale.

LOTS 12, 14

Cinq à six semaines après le début du traitement photoinducteur, l'architecture florale est complète dans les deux catégories de fleurs axillaires ; notons la présence de quelques proliférations floripares endocarpiques. Les fleurs terminales hémicycliques sont caractérisées par l'insertion verticillée ou spiralée des pièces sur un réceptacle court et conique et par la présence de staminodes ou d'étamines précédant une série de phyllomes végétatifs disposés autour d'un apex méristématique.

α.– *Fleur terminale prolifère*

Figure 62.– 3 pièces de transition précèdent un calice éperonné trimère, chlorophyllien ; le pétale (P_1) occupe une position intermédiaire entre ce calice et les 5 pièces pétaloïdes suivantes dont l'insertion est pseudo-verticillée ; 7 pétales normaux (P_7) à (P_{13}) dont certains sont cohérents par les onglets constituent le second cycle de la corolle ; les 12 pétales suivants (certains portent des traces chlorophylliennes) dont l'insertion est spiralée, sont suivis de pièces pétaloïdes munies ou non sur leurs marges de sacs polliniques rudimentaires ; parmi ces pièces se trouvent deux étamines complètes fertiles (E_1) et (E_2) ; 7 véritables petites feuilles primordiales encadrent l'apex méristématique central de type floral (3 mois sont nécessaires pour la réversibilité totale au stade végétatif). Dans ce type de fleur, il devient difficile de suivre le trajet des hélices florales.

Fig. 62.– Fleur terminale prolifère induite par 14 cycles photoinducteurs.
Elle est caractérisée par la présence de 2 étamines, E_1 et E_2, et de staminodes ; le centre de la fleur est occupé par quelques pièces foliacées et un méristème apical.
P, Pétales.

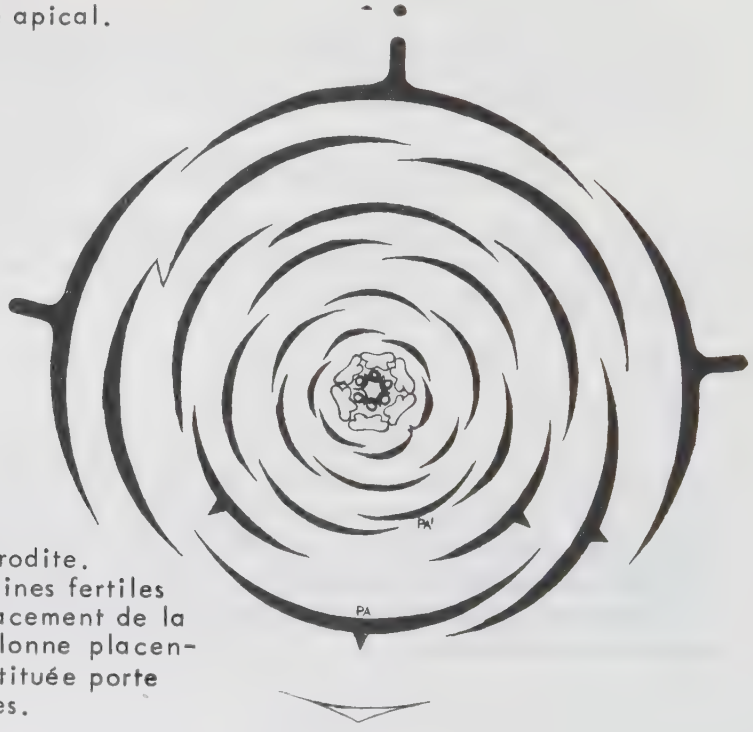


Fig. 63.– Fleur axillaire hermaphrodite.
Un verticille de 6 étamines fertiles connées occupe l'emplacement de la paroi ovarienne ; la colonne placentaire normalement constituée porte 6 séries d'ovules fertiles.

β.– *Fleur axillaire*

Figure 63.– Le calice coloré, trimère, précède la corolle pentacyclique et hétéromère ; notons la position particulière de certains pétales (PA) et (PA') insérés entre deux verticilles ; l'androcée hexamère, dont les étamines sont cohérentes par leur filet, constitue une enveloppe protectrice abritant une colonne placentaire porteuse d'ovules normaux séparés par des cloisons rudimentaires.

LOTS 16, 18

50 jours après le début des expériences, on remarque dans le lot 16 :

50 % de fleurs terminales unisexuées mâles, constituées d'un androcée (2 ou plusieurs cycles d'étamines et staminodes) encadrant une prolifération centrale végétative peu développée,

40 % de fleurs à gynécée rudimentaire (fig. 64),

10 % de fleurs asexuées et prolifères.

L'organisation des fleurs terminales du lot 18 est comparable ; la proportion de fleurs complètes est cependant légèrement plus élevée que dans le lot 16.

Les fleurs latérales complètes ont un ovaire clos, dont la colonne placentaire porte, au sommet, des ovules orthotropes dressés, qui peuvent être remplacés exceptionnellement par de petits phyllomes carpelloïdes libres ou connés, ou encore par des proliférations florales (proliférations floripares endocarpiques).

Les fleurs des inflorescences axillaires présentent de nombreuses proliférations floripares endocarpiques (60 à 80 % des fleurs observées).

Fig. 64.– Fleur terminale hermaphrodite induite par 18 cycles photoinducteurs ; l'androcée est constitué de 2 étamines et quelques staminodes ; le gynécée très rudimentaire renferme quelques ovules peu différenciés.

LOTS 20, 22

50 jours après le début des expériences, toutes les fleurs terminales dans le lot 22, et 50 % seulement dans le lot 20 présentent un gynécée (parfois rudimentaire chez certaines plantes du lot 20) ; cependant, dans certains cas, la colonne placentaire ovulifère porte, à son apex, soit une surfleur complète ou réduite au gynécée, soit plusieurs proliférations floripares représentées par des synanthies multiflores dont la composition est très variable.

Dans 50 % des fleurs latérales du lot 20 et 80 % de celles du lot 22 l'extrémité de la colonne placentaire porte des proliférations floripares dont la composition est très variable.

3. RESUME

Les principaux résultats morphologiques obtenus chez l'Impatiens Balsamina cultivar "Buisson fleuri" ont été consignés dans le tableau IV, p. 133 qui montre bien le caractère graduel et quantitatif du phénomène de l'induction florale et l'existence d'un gradient physiologique de floraison. Ce dernier se traduit par des exigences eupériodiques particulières aux trois catégories florales connues.

- Deux ou trois cycles photopériodiques inducteurs sont nécessaires pour déclencher un minimum de réponse florale, c'est-à-dire des modifications phyllotaxiques apparentes sur la tige principale et les rameaux latéraux d'ordre 10 à 13 ; ces modifications résultent à la fois de la multiplication des centres organogènes des méristèmes terminaux et latéraux et d'une inhibition d'élongation.

- Vingt à vingt-deux cycles photopériodiques inducteurs sont nécessaires à l'induction d'une fleur terminale complète. L'application dosée et graduelle d'une série de cycles photoinducteurs démontre que la fleur terminale est l'homologue d'une extrémité d'axe feuillé ayant subi une série de modifications morphogénétiques.

1°) Augmentation du nombre de centres organogènes méristématiques.

2°) Inhibition d'élongation des axes. Ces deux conditions entraînent la formation de pseudo-verticilles.

3°) Pétalisation progressive des pièces foliacées des 3 ou 4 pseudo-verticilles.

4°) Induction en séquence acropète de caractères reproducteurs mâles ou femelles sur les pièces.

- Douze à quatorze cycles photoinducteurs sont nécessaires à l'induction de fleurs axillaires latérales complètes, homologues de rameaux secondaires dont les modifications morphogénétiques sont identiques à celles qui viennent d'être énumérées. Une photostimulation de plus courte durée permet, dans certains cas, l'initiation de fleurs prolifères, virescentes, où l'on peut encore distinguer le trajet des hélices foliaires originelles.

- Huit cycles photoinducteurs sont nécessaires à l'induction d'inflorescences axillaires dont les boutons arrivent à maturité : un minimum de 4 cycles photoinducteurs suffit à un début d'organogénèse des méristèmes axillés par les feuilles d'ordre 8 à 10. Les complexes inflorescentiels qui en résultent sont homologues de rameaux végétatifs ayant subi au cours de l'organogénèse une série de modifications morphogénétiques :

TABLEAU IV

Résumé des principales étapes morphologiques conduisant à la formation des diverses catégories florales de l'*Impatiens Balsamina*, cult. "Buisson fleuri".

Numéros des lots expérimentaux	Portion de tige située au-dessus des nœuds d'ordre 13 à 15	Aisselles foliaires d'ordre 10 à 12 (ou 13)	Aisselles foliaires d'ordre 8 à 10
1	végétative	végétatives	végétatives
2	– 80 % de plantes entièrement végétatives – 20 % de plantes modifiées présentant les premiers signes d'une propension à fleurir : - Inhibition de la croissance intercalaire de 6 à 10 entre-nœuds surmontant la feuille d'ordre 15. - Augmentation du nombre des hélices foliaires.	– Concrescence des axes secondaires avec l'axe principal. – 8 à 12 aisselles foliaires vides (rang supérieur à la F_{13})	végétatives
3	Pseudo-Verticilles foliaires séparés entre eux par des entre-nœuds allongés.	– Phyllotaxie des rameaux secondaires modifiée.	végétatives
4	– Pétalisation partielle des pièces foliacées appartenant aux 3 pseudo-verticilles inférieurs de la "fleur terminale" et contraction de l'axe au niveau où sont insérées ces pièces.	– 80 % de fleurs virescentes prolifères - Pétalisation totale ou partielle des pièces de la corolle. – 20 % de fleurs virescentes présentant des pièces sexualisées	– Présence de complexes axillaires à tendance inflorescentielle
6	– Pétalisation partielle ou totale des pièces constituant les 3 verticilles inférieurs de la fleur. – Pétalisation partielle des pièces des 3 ou 4 verticilles supérieurs.	– Fleurs prolifères : 42 % – Fleurs subcomplètes à gynécée rudimentaire } 58 % – Fleurs complètes à gynécée fertile Calice normal et Corolle normale	– Complexes axillaires à tendance inflorescentielle ou – Inflorescences axillaires dont la région distale est encore végétative. Boutons floraux rudimentaires arrivant rarement à maturité.
8	- Idem -	– Fleurs prolifères : 33 % – Fleurs complètes : 67 % (cas rares de proliférations végétatives)	– Inflorescences normales (20 % des boutons floraux arrivent à maturité)
10	– Fleurs prolifères (Prolifération frondipare). Disposition des pièces typiquement périanthaires sur un axe contracté. – Acquisition d'éperons sur les sépales.	– Fleurs hermaphrodites, complètes (Certaines pièces de la corolle et de l'androcée sont encore chlorophylliennes).	– Inflorescences normales. (60 % des boutons floraux arrivent à maturité).
12 et 14	– Fleurs hémicycliques prolifères (axe central végétatif). – Pièces staminodiales ou staminales.	Fleurs toutes complètes	– Tous les boutons floraux du lot 12 arrivent à maturité. (Quelques cas de proliférations florales endocarpiques).
16 et 18	– 50 % de fleurs hémicycliques ♂ (Androcée constitué de 2 à plusieurs cycles d'étamines et pièces staminales). – 40 % à 50 % de fleurs hémicycliques ♀ (gynécée rudimentaire).	- Idem - Quelques cas de proliférations floripares de la colonne placentaire.	60 % à 80 % de cas de proliférations floripares.
20 et 22	50 % des fleurs du lot 20 et toutes les fleurs du lot 22 sont complètes avec un gynécée pléiomère à ovaire clos ou ouvert. Quelques cas de proliférations floripares.	50 % des fleurs du lot 20 et 80 % des fleurs du lot 22 sont prolifères (prolifération floripare).	80 % des fleurs sont prolifères.

1°) inhibition d'élongation des 2 premiers entrenœuds et modification corrélative des 2 premières feuilles en pièces bractéales,

2°) organogénèse florale des méristèmes d'ordre 3 (axillés par les pièces bractéales comparable à celle qui caractérise les méristèmes terminaux et latéraux d'ordre 10 à 13.

- Huit à dix cycles photoinducteurs induisent la prolifération végétative centrale de la colonne placentaire des fleurs latérales.

- Seize à vingt-deux cycles photoinducteurs induisent la prolifération floripare de la colonne placentaire des fleurs latérales.

"""""""""

CHAPITRE VII

ETUDE HISTOLOGIQUE DES MERISTEMES

L'application systématique de cycles photoinducteurs, chez des plantes préalablement cultivées en dyspériode, provoque plusieurs types de réponses morphologiques et physiologiques. Dans le but de déterminer si la sensibilité différente des méristèmes à l'action de la photopériode est liée à leur état de développement ou à des caractères structuraux particuliers, nous avons procédé à l'étude cytohistologique du méristème terminal et des méristèmes latéraux, d'une part lors de la mise en expérience, d'autre part à divers stades du traitement photoinducteur ; ces stades étaient choisis en fonction des types de réponses obtenues : nous avons donc observé la structure des méristèmes 16 heures, 20 h., 24 h., 2 jours, 3 j., 6 j., 8 j., 14 jours après le début du traitement photoinducteur.

1. CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET CYTOHISTOLOGIQUES DES MERISTEMES DES PLANTES AU MOMENT DU TRANSFERT EN PHOTOPERIODE INDUCTRICE

A/ Caractères morphologiques

L'aire méristématique apicale entamée par la surrection de 2 ou 3 primordiums foliaires, caractéristiques du stade végétatif, est subtriangulaire, légèrement bombée. Les aisselles foliaires sont toutes occupées par une formation gemmaire sauf celles des 2 ou 3 dernières ébauches qui édifient le méristème axillaire avec 2 ou 3 plastochrones de retard (voir p.43). La structure histomorphologique des formations axillaires est en rapport direct avec l'âge et la position des feuilles axillantes sur l'axe principal ; à l'aisselle des feuilles d'ordre 10 à 12 proches de l'apex, les initiums (m_{10} à m_{12}) sont décelables uniquement par un examen microscopique ; à l'aisselle des feuilles sous-jacentes, d'ordre 8 et 9, des îlots méristématiques (m_8 et m_9) plus ou moins saillants, sont décelables à la loupe binoculaire ; à l'aisselle des feuilles basales d'ordre 1 à 7 sont des bourgeons (m_1 à m_7) présentant soit un point végétatif et une ou deux feuilles primordiales dans le cas des méristèmes m_1 à m_5, soit un point végétatif ayant édifié un primordium ou une feuille primordiale dans le cas des méristèmes m_6 et m_7.

PLANCHE VII

Etat méristématique. Conditions de culture dyspériodiques

Fig. 1.– Point végétatif caulinaire ayant édifié 15 feuilles et primordiums (AFA-BRACHET, X 220).

AI, Anneau initial organogène ; ZA, zone apicale axiale ; F, feuille primordiale.

Fig. 2.– Initium méristématique d'ordre 12. Quelques cellules sont dédifférenciées. Les flèches indiquent des mitoses périclines et obliques de la 3ème assise cellulaire (AFA - BRACHET, X 720).

Fig. 3.– Méristème axillaire d'ordre 8. Coupe longitudinale axiale ; un début de différenciation apparaît dans les cellules de la zone apicale axiale, ZA, (AFA - BRACHET, X 720).

Fig. 4.– Méristème axillaire d'ordre 8. Coupe transversale (AFA - BRACHET, X 220).

ZA, Zone apicale axiale.

Fig. 5.– Méristème axillaire d'ordre 10. Aspect cytologique homogène (AFA-BRACHET, X 720).

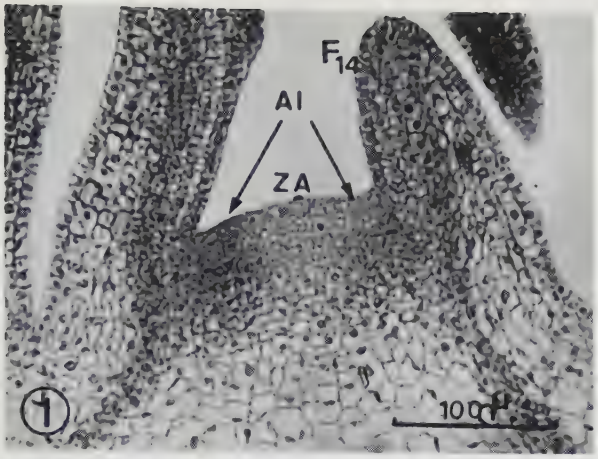
TU, Tunica bisériée ; C, corpus ; mm, méristème médullaire ; ZC, zone en coquille.

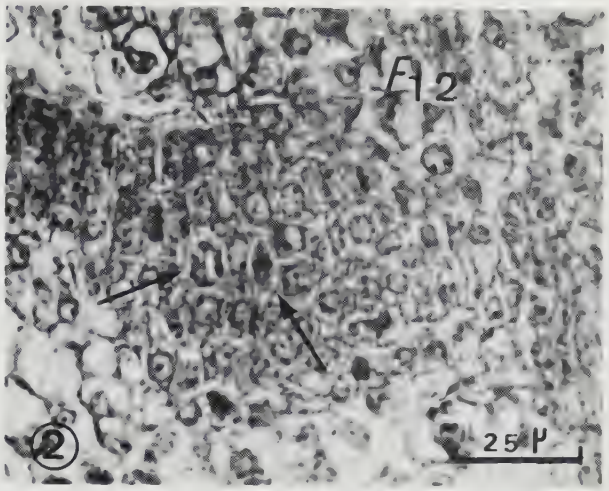
Fig. 6.– Méristème axillaire d'ordre 7. Aspect cytohistologique zoné (AFA-BRACHET, X 220).

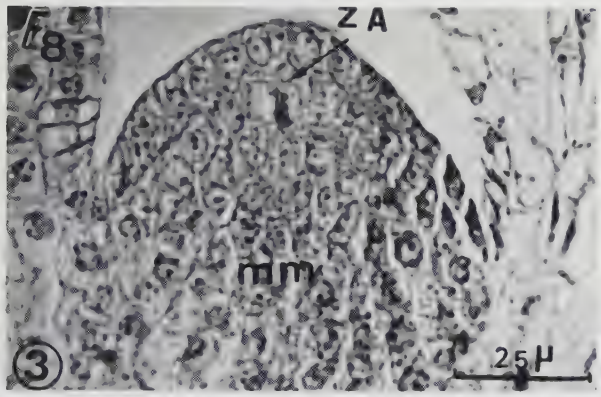
Fig. 7.– Méristème axillaire d'ordre 5 à l'état latent (AFA - BRACHET, X 220).

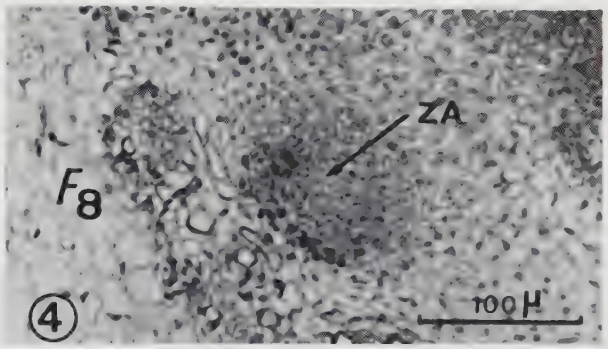
Fig. 8.– Méristème axillaire d'ordre 9. Aspect cytologique homogène ; le méristème médullaire, mm, a édifié plusieurs files cellulaires (AFA - BRACHET, X 720).

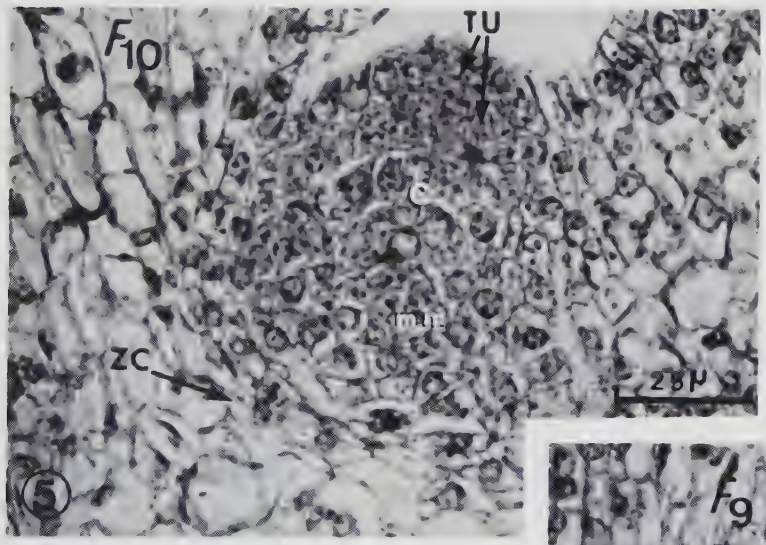
PLANCHE VII

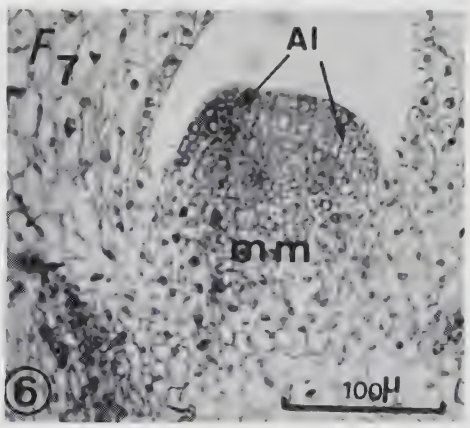

F14
AI
ZA
100 µ
1

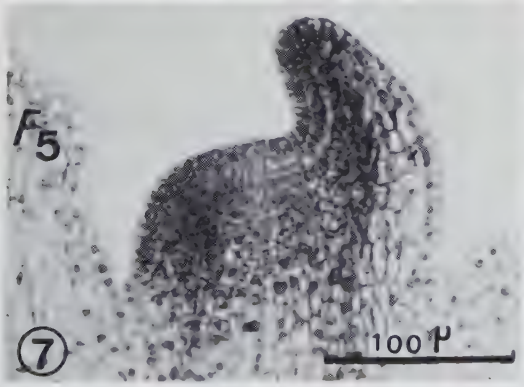

F12
25 µ
2

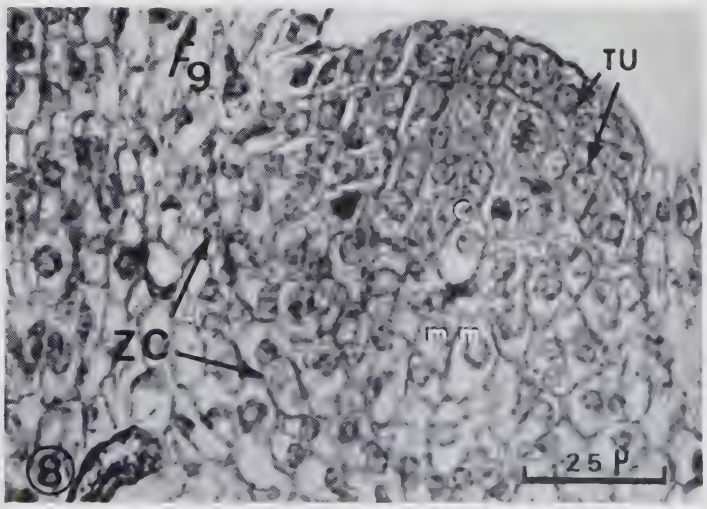

F8
ZA
mm
25 µ
3


ZA
F8
100 µ
4


F10
TU
ZC
25 µ
5


F7
AI
mm
100 µ
6


F5
100 µ
7


F9
TU
ZC
mm
25 µ
8

B/ Caractères cytohistologiques des méristèmes

a) Le méristème apical en section longitudinale, présente une zonation cytohistologique de type végétatif classique (Pl. VII, 1) ; la zone de flanc organogène (AI), fortement pyroninophile, riche en mitoses, entoure une région axiale plus faiblement chromophile. L'aire apicale (diamètre oscillant entre 140 et 160µ) constitue un dôme légèrement saillant dont la hauteur mesurée au-dessus du niveau d'insertion de la plus jeune ébauche foliaire (fig. 65) varie de 74 à 80µ.

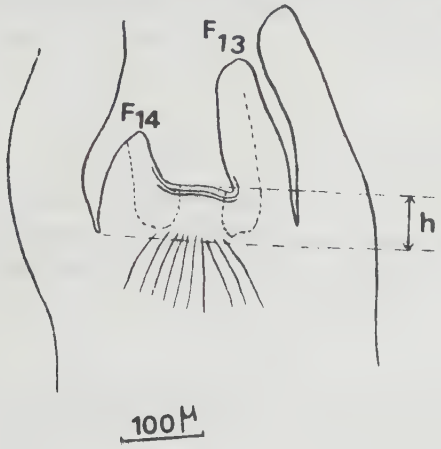


Fig. 65.– Point végétatif caulinaire ayant édifié 15 primordiums foliaires en conditions de culture dyspériodiques.
h, Hauteur du dôme méristématique.

b) Méristèmes axillaires

Ebauche méristématique m_{12}

A l'aisselle de l'ébauche foliaire F_{12} (plus rarement à l'aisselle de F_{13}), plusieurs cellules parenchymateuses à protoplasme vacuolisé se dédifférencient (la densité protoplasmique s'accroît) et sont à l'origine d'un initium gemmaire (Pl. VII, 2) ; les divisions sont périclines et obliques dans la 3ème assise cellulaire.

Ebauche méristématique m_{11}

Très pyroninophile, elle est constituée par un massif cellulaire uniformément chromophile ; on distingue 2 assises superficielles tunicales et un corpus sous-jacent où les divisions sont périclines et anticlines (fig. 66) ; à la base de ce corpus, des divisions périclines sont à l'origine du futur méristème médullaire. Dans les diverses assises cellulaires, le diamètre nucléolaire est uniformément compris entre 0,90 et 1,20µ.

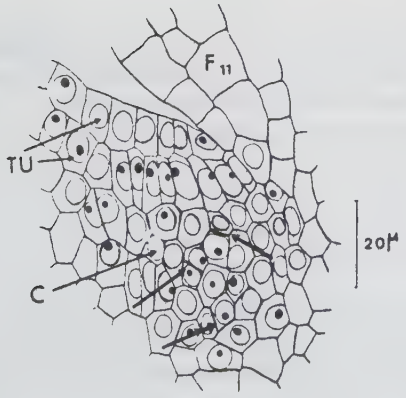


Fig. 66.– Méristème axillaire d'ordre 11 (conditions de culture dyspériodiques).
TU, Tunica bisériée ; C, corpus. Les flèches indiquent des mitoses périclines (↗) et anticlines (↗).

Ebauche méristématique m_{10}

Légèrement convexe, on y distingue une tunica bisériée, un corpus trisérié et un méristème médullaire constitué de quelques cellules (Pl. VII, 5). Cette ébauche, riche en mitoses, est séparée des éléments parenchymateux voisins par une zone en coquille (zc) ; la taille nucléolaire est sensiblement identique (1,20µ) dans tous les noyaux.

Ebauche méristématique m_9

Le primordium légèrement saillant (fig. 67) est constitué d'une calotte encore uniformément chromophile (tunica + corpus), couvrant une région médullaire (mm) de plusieurs assises cellulaires (Pl. VII, 8).

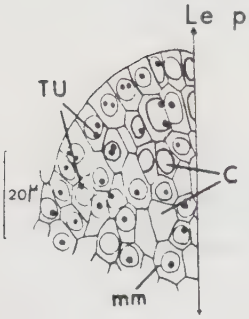


Fig. 67.– Méristème axillaire d'ordre 9 (conditions de culture dyspériodiques).
TU, Tunica ; C, corpus ; mm, méristème médullaire.

Méristème axillaire m_8

Le massif méristématique convexe (environ 60µ de haut) présente un début de différenciation de la région apicale axiale où la teneur en ARN protoplasmique décroît (Pl. VII, 3). Bien que le diamètre nucléolaire soit encore sensiblement identique (1,25µ) dans toutes les cellules de la tunica et du corpus, on observe déjà une prédominance de l'activité mitotique dans les régions subapicales latérales (fig. 68).

Dans certains cas, un début de différenciation de la région apicale axiale est déjà apparent dans le méristème d'ordre 9, le méristème m_8 présente alors la zonation cytohistologique caractéristique de l'état végétatif (Pl. VII, 4).

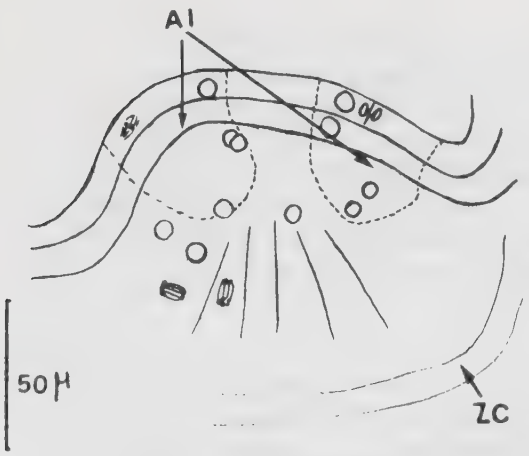


Fig. 68.– Densité mitotique dans un méristème axillaire d'ordre 8, obtenue par superposition de coupes (conditions de culture dyspériodiques).

Méristème axillaire m_7

Le bourgeon d'une hauteur de 100µ environ est constitué à sa base d'un parenchyme médullaire (mm) plurisérié alors que la région supérieure hétérogène (40µ de hauteur) est zonée (Pl. VII, 6) ; dans la zone subapicale organogène, édifiant ou non un primordium foliaire, le diamètre des nucléoles est environ de 1,5 µ.

Bourgeons axillaires m_6 à m_1

Peu développés, ils présentent une feuille primordiale et parfois un primordium dans la région subapicale du dôme méristématique (Pl. VII, 7) ; après une période d'activité méristématique plastochronique de courte durée, ils entrent en latence.

2. EVOLUTION DE LA STRUCTURE MORPHOLOGIQUE ET CYTOHISTOLOGIQUE DES MERISTEMES SOUMIS A UNE PHOTOPERIODE INDUCTRICE

Les premiers signes morphologiques d'une propension à fleurir sont observables 50 à 60 jours après le début du traitement, chez les plantes qui ont subi 2 ou 3 cycles de jour court (lots 2 et 3). Nous avons voulu savoir si les transformations consécutives au virage floral pouvaient être détectées précocement, dans les heures qui suivent l'application du premier cycle photoinducteur, ou si elles s'effectuaient plus tardivement.

Nos observations montrent que la structure histologique n'est pas modifiée dans les méristèmes des plantes prélevées 16 heures, 20 h., 24 h., 2 jours après le début du traitement photoinducteur. Par contre, des modifications méristématiques morphologiques, apparentes déjà chez les plantes prélevées 3 jours après le transfert en jour court, se poursuivent les jours suivant jusqu'à un stade typiquement floral caractérisé par une aire méristématique aplanie et une structure cytohistologique toujours zonée. Nous décrirons les variations subies par les différentes catégories de méristèmes 3 jours, 6 j., 8 j., 14 j., après le transfert en photopériode inductrice ; nous limiterons notre étude au méristème apical et aux méristèmes axillaires d'ordre 9 à 12 et 7 à 9, respectivement à l'origine de la fleur terminale, des fleurs latérales solitaires et des inflorescences axillaires.

A/Etat méristématique des plantes ayant reçu 3 cycles photoinducteurs

a) Méristème apical. En coupe longitudinale, il est bombé (Pl. VIII, 1) et légèrement élargi (150 µ x 170 µ) ; aucune modification cytohistologique n'est décelable : les zones organogènes latérales, riches en mitoses, très pyroninophiles, ont engendré 2 nouveaux primordiums foliaires (le fonctionnement de ce méristème est toujours de type plastochronique).

b) Méristèmes axillaires. Les ébauches m_{12} et m_{11} très pyroninophiles, ont subi un accroissement volumétrique par augmentation du nombre des cellules (Pl. VIII, 2, 3) ; le méristème m_{11}, légèrement saillant, est séparé des tissus sous-jacents par une zone en coquille qui commence déjà à s'ébaucher dans le méristème m_{12} ; dans ces massifs, uniformément chromophiles, la densité mitotique élevée est homogène (fig. 69) ; la taille des nucléoles (égale ou légèrement supérieure à 1,20µ) est plus élevée que dans les méristèmes des plantes-témoins. Le méristème m_{10} (Pl. VIII, 4) est aussi caractérisé par un accroissement de taille : une calotte superficielle chromophile de 2 assises (tunica) et 3 assises (corpus) coiffe une région médullaire parenchymateuse (mm) de quelques files cellulaires ; dans les cellules apicales axiales du méristème, un début de différenciation est marqué par une vacuolisation plus im-

PLANCHE VIII

Etat méristématique. Plantes ayant reçu 3 cycles photoinducteurs

Fig. 1.– Méristème terminal ayant édifié 16 feuilles et primordiums (AFA - BRACHET, X 180).

AI, Anneau initial très pyroninophile ; ZA, zone apicale axiale plus faiblement pyroninophile.

Fig. 2.– Coupe sagittale pratiquée dans l'axe des îlots méristématiques axillaires d'ordre 11 et 12 : forte pyroninophilie, aspect cytologique homogène (AFA - BRACHET, X 220).

Fig. 3.– Méristème axillaire d'ordre 11. Aspect cytologique homogène. Le méristème médullaire, mm, bien individualisé, est constitué de plusieurs files cellulaires ; la zone en coquille, ZC, est apparente (AFA - BRACHET, X 720).

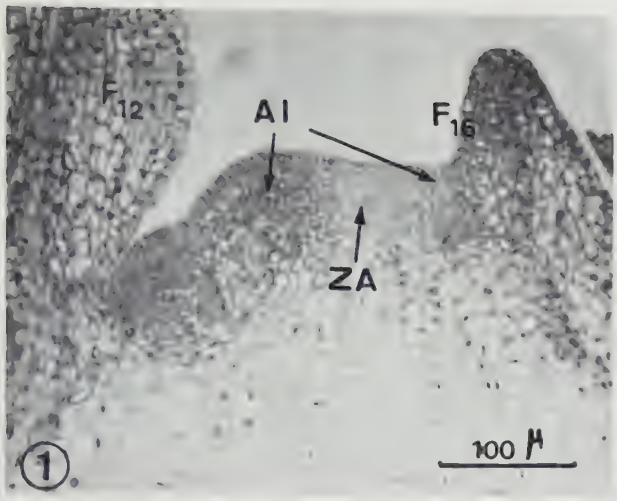
Fig. 4.– Méristème axillaire d'ordre 10. Début de différenciation de la zone apicale axiale, ZA, où les cellules tunicales sont de plus grande taille (AFA - BRACHET, X 720).

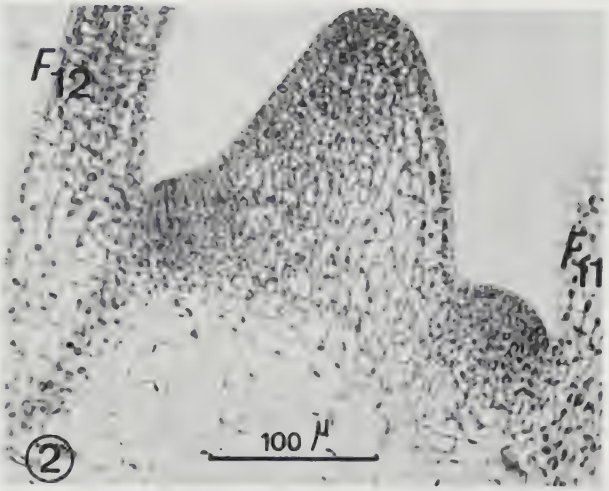
Fig. 5.– Méristème axillaire d'ordre 9. La zonation cytohistologique est bien établie (BOUIN - Hématoxyline, X 720).

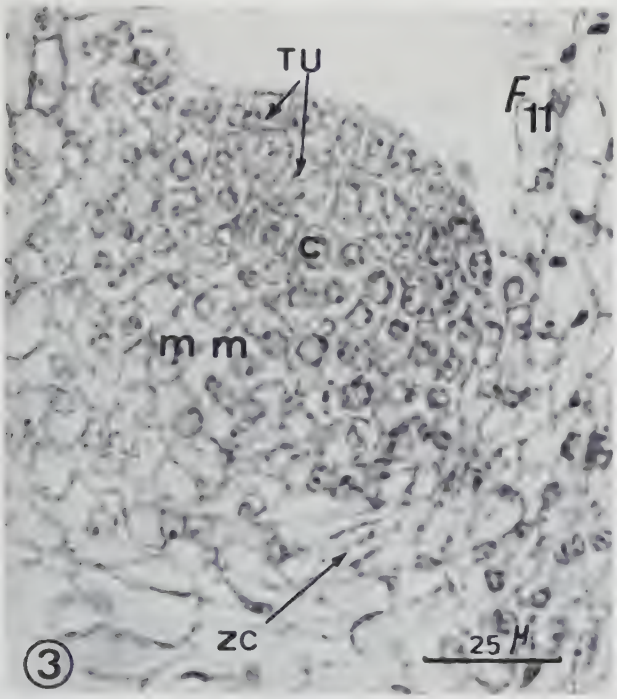
AI, Anneau initial ; ZA, zone axiale.

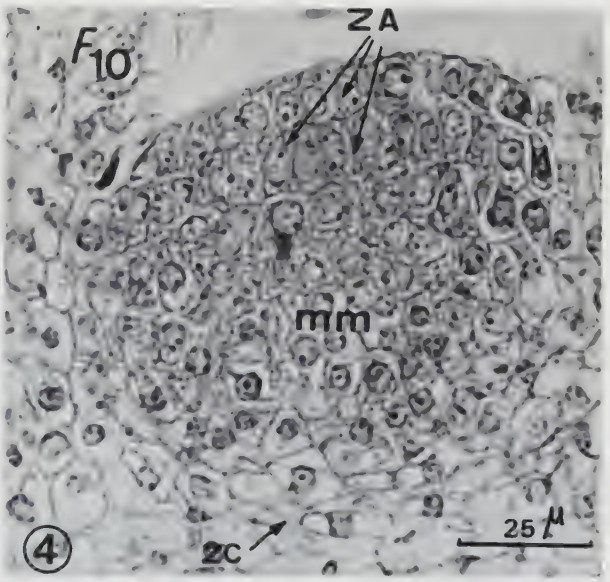
Fig. 6.– Ilot méristématique axillaire d'ordre 12 : aspect cytologique homogène. Les 2 assises tunicales, TU, sont différenciées et recouvrent le corpus, C ; début de différenciation de quelques cellules de la zone en coquille, ZC (AFA - BRACHET, X 720).

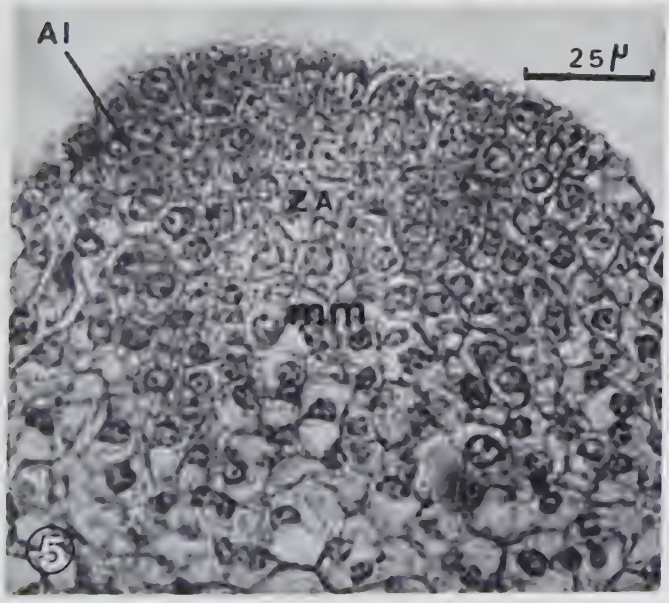
PLANCHE VIII

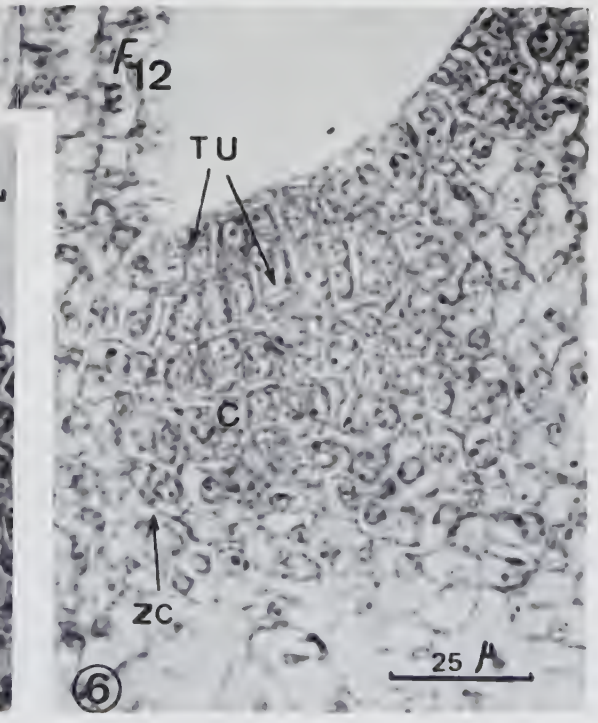












portante du protoplasme et une augmentation de la taille des cellules tunicales ; les figures mitotiques se localisent dans les régions latérales (fig. 69) remarquables par l'augmentation de la taille des nucléoles (1,5 à 1,8 µ). Dans le méristème m_9 (en coupe longitudinale parallèle à la feuille axillante) la zonation cytohistologique est très nette (Pl. VIII, 5). Les cellules axiales de la tunica et du corpus sont peu pyroninophiles et très vacuolisées ; le noyau contient un nucléole dont le diamètre compris entre 1 et 1,2 µ est inférieur à celui des régions latérales où sont localisées les mitoses (fig. 69). La structure cytohistologique des méristèmes m_7 et m_8 est identique, un primordium est apparent sur le méristème m_7.

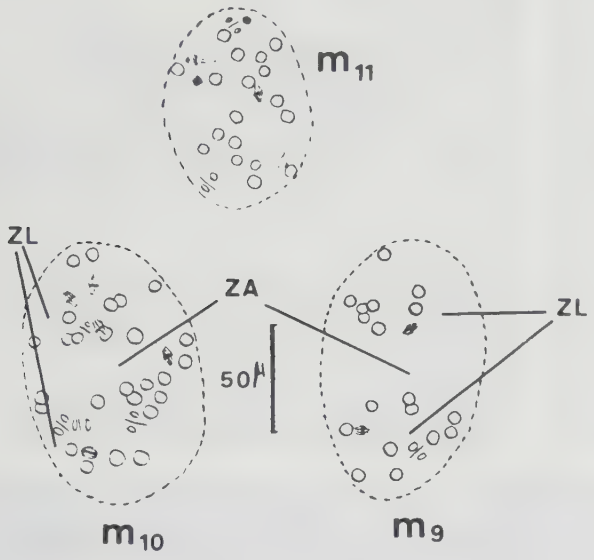


Fig. 69.– Densité mitotique obtenue par superposition de coupes transversales. Ebauches méristématiques d'ordre 9 à 11, plantes ayant reçu 3 cycles photoinducteurs.

B/ Etat méristématique des plantes ayant reçu 6 cycles photopériodiques inducteurs

a) Méristème terminal. L'aire apicale élargie et aplanie (Pl. IX, 1) est caractérisée par l'initiation simultanée des primordiums de pétales (ou pièces pétaloïdes) suivie de la régénération du matériel cellulaire (Pl. IX, 5). Bien que le fonctionnement méristématique soit de type floral, l'organisation cytohistologique indique toujours un contraste net entre les zones latérales très pyroninophiles et la zone axiale (Pl. IX, 1) ; le diamètre des nucléoles mesure 1,2 µ dans la région axiale et 2 µ (ou plus) dans les régions latérales riches en mitoses périclines et obliques (corpus) ; des mitoses anticlines permettent l'élargissement de la tunica.

b) Méristèmes axillaires. Le méristème m_{12}, peu saillant, comprimé entre la feuille axillante et le méristème terminal (Pl. IX, 1) est constitué d'une calotte chromophile (tunica, 2 assises ; corpus, 3 assises) dont l'axe montre un début de différenciation (vacuolisation et diminution de la teneur en ARN protoplasmique) (Pl. IX, 4) ; une zone médullaire assez réduite est séparée des tissus parenchymateux sous-jacents par quelques assises de cellules aplaties (zone en coquille, zc). Le bourgeon m_{11} (Pl. IX, 3), légèrement plus développé, est caractérisé par une structure cytohistologique zonée (Pl. IX, 6) et l'hétérogénéité du diamètre nucléolaire (1,20 µ dans la zone axiale, 1,5 à 1,8 µ dans les régions latérales). Le bourgeon m_{10}, bombé et saillant, pyroninophile, montre une structure méristématique zonée (Pl. IX, 2). L'organisation des bourgeons m_9, m_8, m_7, est identique, un primordium bractéal a été édifié sur les flancs des dômes méristématiques m_8 et m_7.

PLANCHE IX

Etat méristématique. Plantes ayant reçu 6 cycles photoinducteurs

Fig. 1.– Coupe longitudinale du méristème terminal. Stade d'initiation des pièces pétaloïdes. Aspect cytohistologique zoné (AFA - BRACHET, X 220).

AI, anneau initial très pyroninophile ; ZA, zone apicale axiale plus faiblement pyroninophile ; F_{12}, feuille d'ordre 12, axillant un bourgeon latéral, m_{12}, d'apparence zonée.

Fig. 2.– Coupe longitudinale du méristème axillaire inflorescentiel d'ordre 10 : aspect cytohistologique zoné (AFA - BRACHET, X 220).

CV, Cordon vasculaire innervant la feuille d'ordre 10.

Fig. 3.– Méristème latéral floral axillé par une feuille d'ordre 11 : coupe longitudinale. Aspect cytohistologique zoné (AFA - BRACHET, X 220).

S, Sépale primordial.

Fig. 4.– Coupe longitudinale du méristème floral d'ordre 12. Aspect cytohistologique zoné (AFA - BRACHET, X 720).

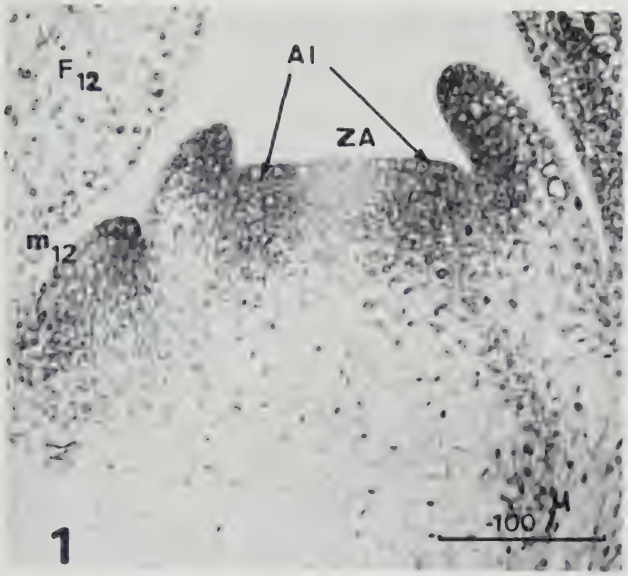
AI, anneau initial ; ZA, zone apicale axiale.

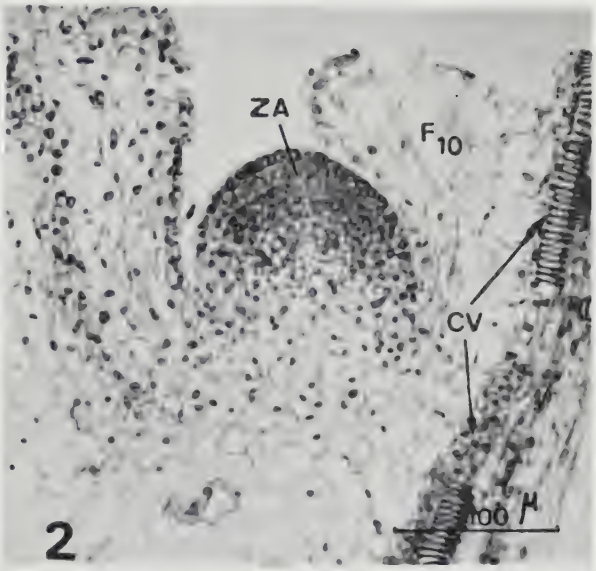
Fig. 5.– Section transversale du méristème apical (AFA - BRACHET, X 180).

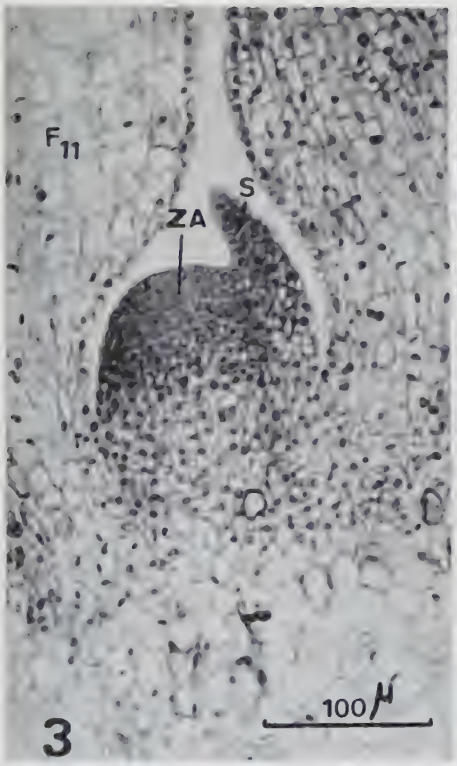
ZA, Zone apicale axiale ; F_{11} à F_{16}, feuilles d'ordre 11 à 16 ; IP, initium de pétale ; PP, primordium de pétale.

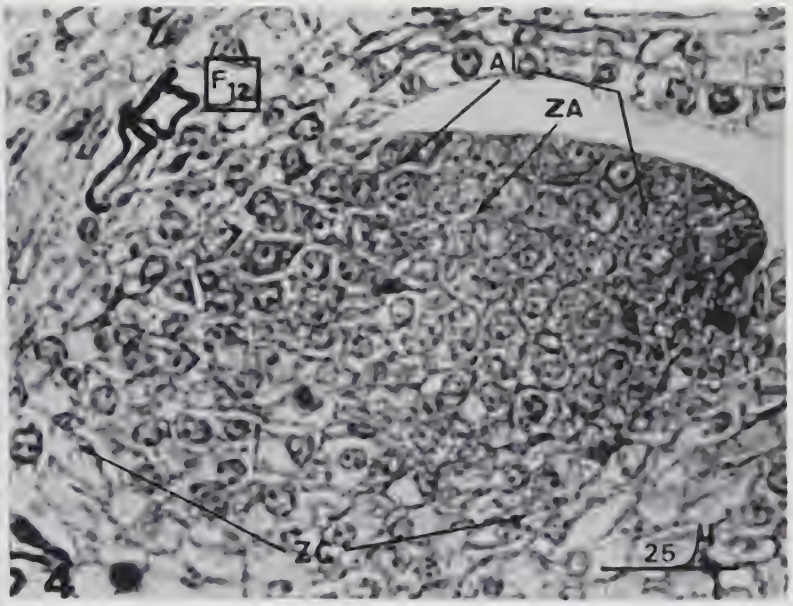
Fig. 6.– Section transversale de la partie supérieure de la tige mettant en évidence l'aspect cytohistologique zoné des méristèmes axillaires d'ordre 10 à 12 (AFA - BRACHET, X 180).

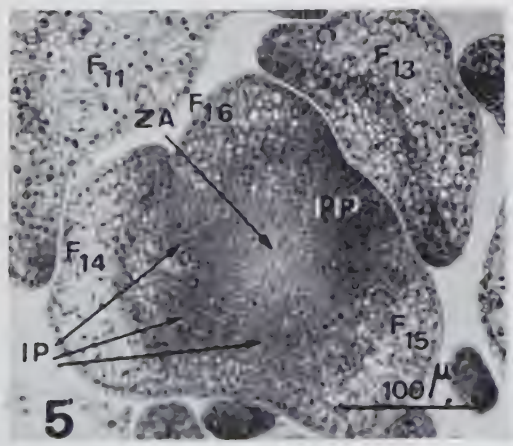
PLANCHE IX


F12
AI
ZA
m12
100 µ
1


ZA
F10
CV
100 µ
2


F11
S
ZA
100 µ
3


F12
A
ZA
ZC
25 µ
4


F11
F13
ZA
F16
IP
F14
IP
F15
100 µ
5

F8
F10
F8
F11
F12
100 µ
6

C/ Etat méristématique des plantes qui ont reçu 8 cycles photopériodiques inducteurs

a) Méristème terminal. Les régions latérales organogènes, riches en mitoses (3ème et 4ème assises cellulaires), édifient simultanément 5 ou 6 primordiums de pétales (Pl. X, 2 et 5) ; des divisions anticlines de régénération s'effectuent à la périphérie de la zone axiale contribuant à son élargissement (elle atteint un diamètre de 50 µ) et à la restauration des zones latérales (Pl. X, 1) ; le dôme méristématique de hauteur inchangée est large, aplani (petit diamètre, 180 µ ; grand diamètre, 200 µ).

b) Méristèmes axillaires. Les bourgeons m_{12} et m_{11} comportent 2 sépales primordiaux encadrant un méristème où l'on distingue une zone centrale claire et un anneau périphérique très pyroninophile où sont initiés 2 ou 3 pétales (Pl. X, 3, 4). Dans les régions latérales organogènes où le diamètre nucléolaire a atteint sa taille maximale (1,5 à 1,8 µ) les assises tunicales sont le siège de mitoses anticlines, les assises plus profondes du corpus sont le siège de mitoses périclines ou obliques. Les cellules situées sous le méristème, en voie de différenciation, subissent une croissance faible de telle sorte que le pédoncule floral qui en résulte demeure court. La structure méristématique du bourgeon m_{10} est comparable.

Il faut remarquer l'aplatissement dorsi-ventral de ces bourgeons comprimés entre l'axe principal et la feuille axillante (Pl. X, 4) et rechercher, peut-être, dans ce mode de disposition, l'origine du phénomène de concrescence observé entre axe principal et pédoncule floral.

Les bourgeons inflorescentiels m_9, m_8 ou m_7 présentent 2 ou 3 primordiums ou pièces bractéales édifiés de façon plastochronique sur les flancs d'un dôme méristématique de structure zonée (Pl. X, 7) ; le bourgeon F_9, plus développé que les deux autres, montre, à l'aisselle d'une pièce bractéale (BR_1), un primordium floral (m. fl_1) de structure cytohistologique encore homogène (Pl. X, 6 et 8).

D/ Méristèmes ayant reçu 14 cycles photopériodiques inducteurs

Dans les divers bourgeons parvenus à un stade floral ou inflorescentiel plus avancé, la structure cytohistologique du méristème zoné est comparable à celle qui a été décrite précédemment. Le méristème apical et les méristèmes latéraux floraux édifient des primordiums staminaux ; les bourgeons inflorescentiels renferment 2 primordiums floraux dont le plus âgé possède des sépales et des pétales.

3. STRUCTURE CYTOHISTOLOGIQUE DES MERISTEMES MIS EN EXPERIENCE ET GRADIENT MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DE FLORAISON : DISCUSSION

Le tableau IV, page 154 représente schématiquement l'état histologique des méristèmes à divers stades du développement :

1) au début de l'expérience,

PLANCHE X

Etat méristématique. Plantes ayant reçu 8 cycles photoinducteurs

Fig. 1.– Détail montrant des divisions de régénération (flèches) entre zone latérale organogène, AI, et zone axiale, ZA (AFA - BRACHET, X 720).

Fig. 2.– Méristème terminal, section longitudinale ; aspect cytohistologique zoné (AFA - BRACHET, X 180).

Fig. 3.– Coupe longitudinale d'un méristème floral situé à l'aisselle de la feuille d'ordre 12, ayant édifié 2 sépales primordiaux, S, et montrant 2 initiums de pétales, IP, (AFA - BRACHET, X 270).

Fig. 4.– Même stade ; section transversale (AFA - BRACHET, X 220).

Fig. 5.– Scalp d'un méristème apical (AFA - BRACHET, X 180).

F, Feuilles primordiales ; PP, primordium de pétale.

Fig. 6.– Section transversale d'un méristème inflorescentiel, M.I., axillé par une feuille d'ordre 9 (AFA - BRACHET, X 220).

BR_1, bractée de 1er ordre ; m. fl_1, primordium floral de 1er ordre.

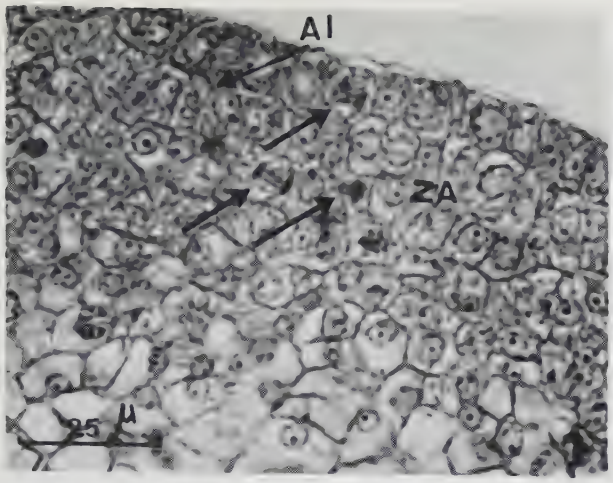
Fig. 7.– Section longitudinale d'un bourgeon inflorescentiel situé à l'aisselle d'une feuille d'ordre 8. Une bractée, BR_1, axille un primordium floral, m. fl_1 (AFA - BRACHET, X 270).

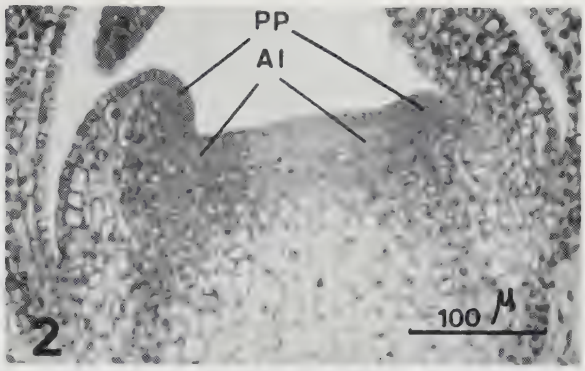
AI. I, Anneau initial inflorescentiel ; BR, bractée.

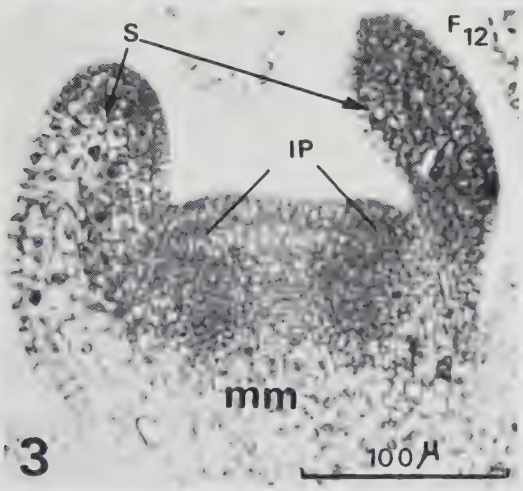
Fig. 8.– Section longitudinale axiale du primordium floral, m. fl_1, apparent sur la figure 7. La structure cytohistologique est encore homogène (AFA - BRACHET, X 660).

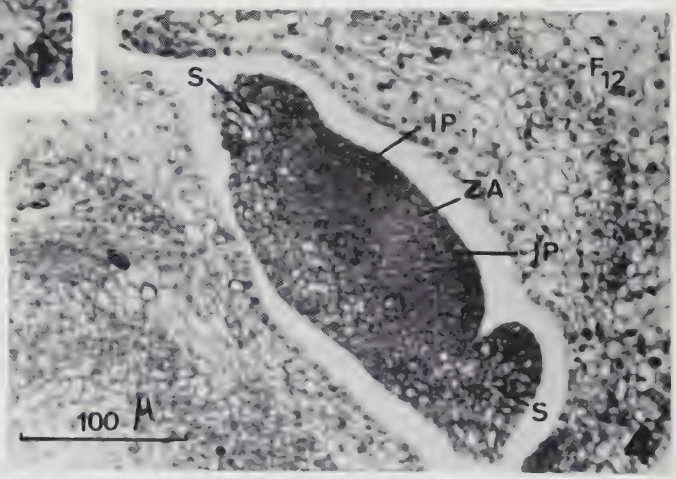
BR_1, Bractée d'ordre 1.

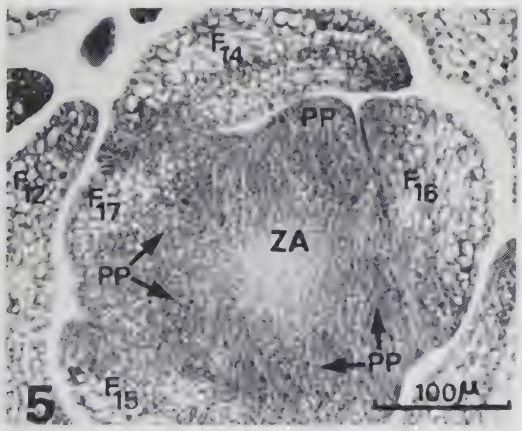
PLANCHE X

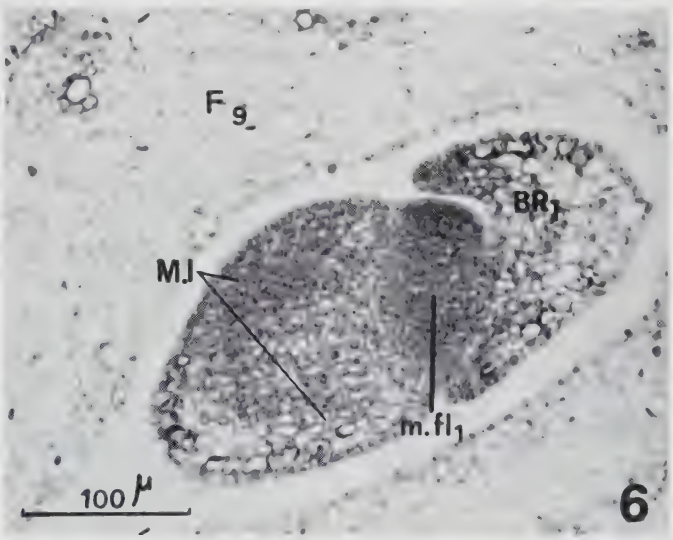

AI
ZA
25 µ

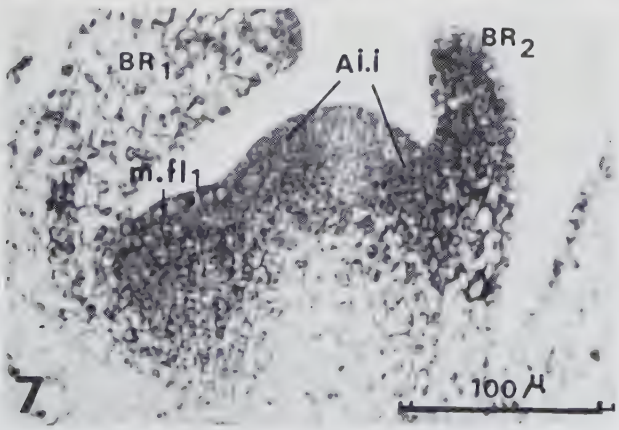

PP
AI
100 µ
2

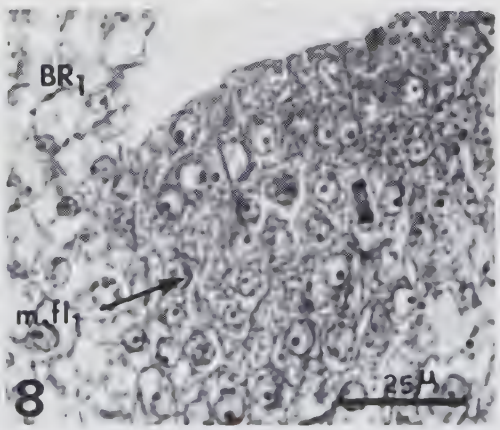

S
F12
IP
mm
3
100 µ


S
F12
IP
ZA
IP
S
100 µ


F14
PP
F12
F17
F16
ZA
PP
PP
F15
100µ
5


Fg
BR1
MJ
m.fl1
100 µ
6


BR1
AI.i
BR2
m.fl1
100 µ
7


BR1
m.fl1
25 µ
8

2) à la fin de chaque traitement photoinducteur. L'état morphologique des productions issues des diverses catégories méristématiques est figuré parallèlement. Nous examinerons successivement les divers cas et nous soulignerons les caractères particuliers qui permettent d'interpréter les structures obtenues.

A/Méristème terminal / Fleur terminale

Plantes soumises à 3 cycles photoinducteurs

A la fin du traitement photoinducteur, le méristème élargi présente encore un fonctionnement végétatif de type plastochronique. L'élargissement de l'aire apicale est significatif et doit être mis en cause dans l'augmentation du nombre des hélices foliaires, observée sur les tiges des plantes traitées : une plus grande surface méristématique permettant comme on le sait (LOISEAU, 159) la localisation d'un plus grand nombre de centres organogènes.

Plantes soumises à 4 ou 6 cycles photoinducteurs

Les caractères histologiques du méristème terminal sont encore végétatifs mais le fonctionnement organogène est de type floral (p.145). Les portions correspondantes de tiges portent, deux mois plus tard, des pièces végétatives partiellement pétalisées et disposées suivant une phyllotaxie verticillée. On peut donc admettre que 4 ou 6 cycles photoinducteurs entraînent un fonctionnement méristématique de type transitoire produisant encore des organes végétatifs dont la disposition est florale.

Plantes soumises à 8 cycles photoinducteurs

Le fonctionnement de l'aire méristématique, dont le diamètre a atteint son maximum, est typiquement floral par émergence simultanée des pièces florales (Pl. X, 2 et 5). Trois mois après le début du traitement, les tiges portent dans leur partie terminale plusieurs verticilles de pièces périanthaires (sépales éperonnés, pétales colorés) surmontés de plusieurs cycles de pétales virescents, de feuilles pétalisées, puis de feuilles végétatives ; parmi ces dernières, les plus jeunes, ayant échappé à l'effet rémanent de la photostimulation, sont disposées sur un axe allongé suivant une phyllotaxie alterne. La phase florale induite par 8 cycles eupériodiques est donc suivie d'une période d'épuisement de la stimulation florale produisant un retour du fonctionnement méristématique à un type transitoire puis à un type végétatif normal.

Plantes soumises à 14 cycles photoinducteurs

L'action répétée de 14 cycles eupériodiques permet l'initiation de quelques pièces sexualisées mâles précédant un bourgeon central végétatif. Le méristème floral est encore insuffisamment activé pour édifier une fleur terminale hermaphrodite complète ; la prolifération végétative qui fait suite aux pièces reproductrices mâles indique encore un épuisement de stimulation à la mise à fleur et un retour du méristème à un fonctionnement typiquement végétatif.

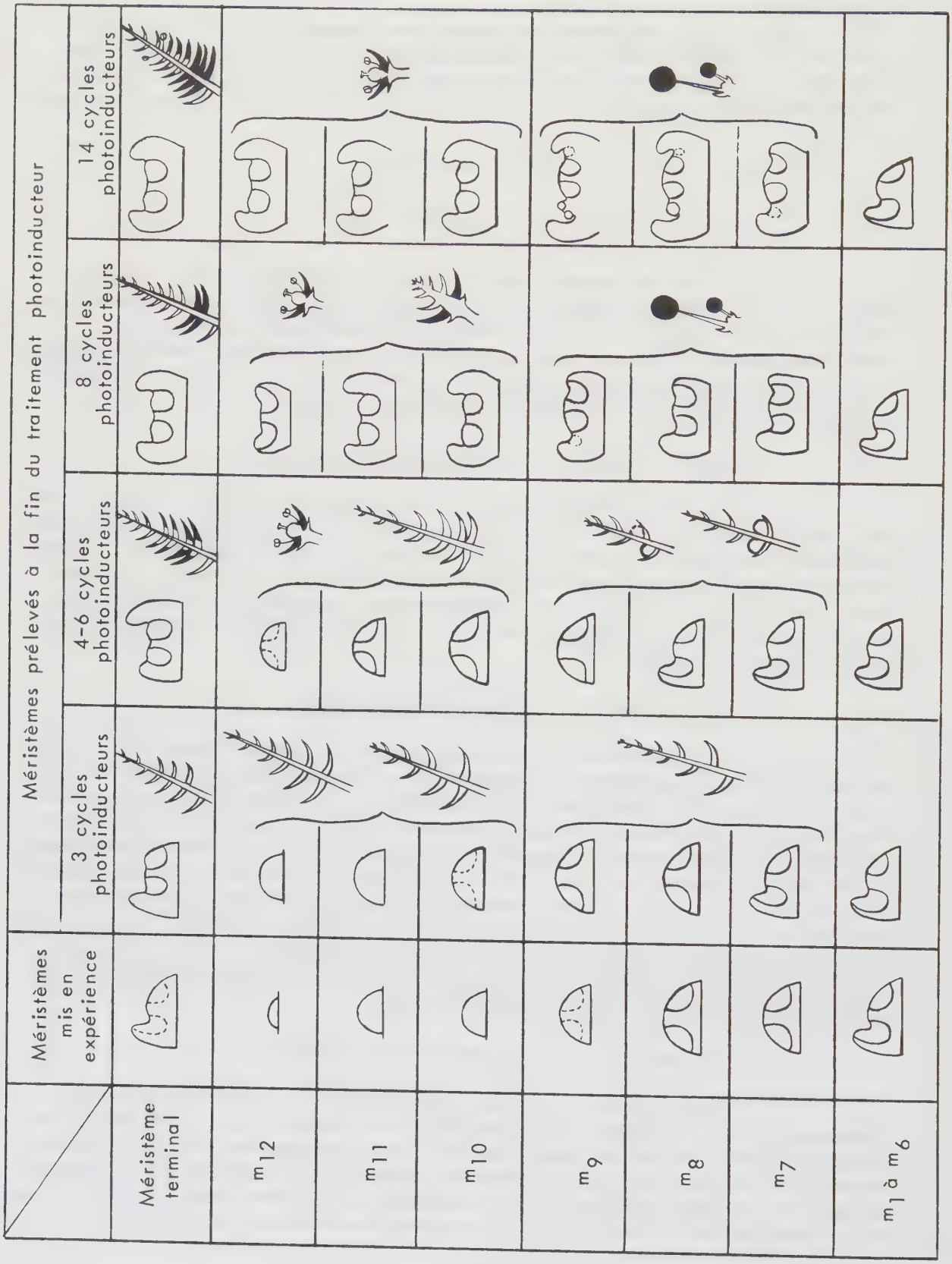


Tableau V — Ontogénèse et Morphogénèse comparées des différents types méristématiques soumis à un traitement photoinducteur.

B/ Méristèmes axillaires m_{10}, m_{11}, m_{12} / Fleurs solitaires latérales

Avec 3 cycles photoinducteurs, la stimulation florale est insuffisante ; les méristèmes juvéniles, cytologiquement homogènes, à protoplasme dense, s'engagent dans un type de fonctionnement transitoire entre un type végétatif et un type floral qui aboutit à la production de rameaux végétatifs dont la phyllotaxie est profondément modifiée. Avec 6 cycles photoinducteurs, la stimulation florale est effective ; les méristèmes progressivement différenciés durant cette période, sont à l'origine de fleurs latérales hermaphrodites dans 58 % des cas. Le pourcentage est plus élevé (77 % des cas), si le traitement photoinducteur est interrompu après 8 cycles, c'est-à-dire lorsque les méristèmes ont déjà initié des sépales. Les fleurs sont toutes complètes, hermaphrodites pour une photostimulation de 14 cycles, interrompue durant l'initiation des pièces mâles.

C/ Méristèmes axillaires m_7, m_8, m_9 / Inflorescences axillaires

Ces méristèmes de structure cytohistologique zonée ou en voie de différenciation axiale (m_9), engagés dans un processus organogène végétatif au moment du transfert en photopériode inductrice, ne subissent aucune déviation de leur morphogénèse sous l'effet de 3 cycles eupériodiques ; par contre, l'action de 4 à 6 cycles induit l'initiation plastochronique de 2 ou 3 pièces bractéales qui axilleront ou non un bouton floral virescent et constitueront de petits complexes inflorescentiels virescents. Huit cycles photoinducteurs engendrent l'initiation de plusieurs primordiums bractéaux ; les inflorescences qui se développent ensuite sont normales.

D/ Méristèmes axillaires m_1 à m_6 / Tiges d'enrichissement

Ces méristèmes différenciés, entrés en dormance, sont peu sensibles à la photopériode inductrice ; dans nos conditions expérimentales, certains fournissent cependant, tardivement, de petits rameaux secondaires florifères.

Le tableau résume l'ensemble des résultats précédemment énoncés et met en évidence l'importance de l'état différencié ou indifférencié dans lequel se trouve un méristème lorsqu'il est photopériodiquement induit et les conséquences que peut présenter cet état dans l'évolution ultérieure des ébauches.

E/ Evolution de l'état méristématique après transfert en photopériode inductrice

Les divers facteurs cytohistologiques (pyroninophilie protoplasmique, taille nucléolaire, vacuolisation) observés dans le méristème terminal et les méristèmes axillaires placés en conditions de culture photoinductrices nous ont permis de tracer les courbes hypothétiques de l'évolution méristématique en fonction du temps exprimé en cycles photoinducteurs (fig. 70).

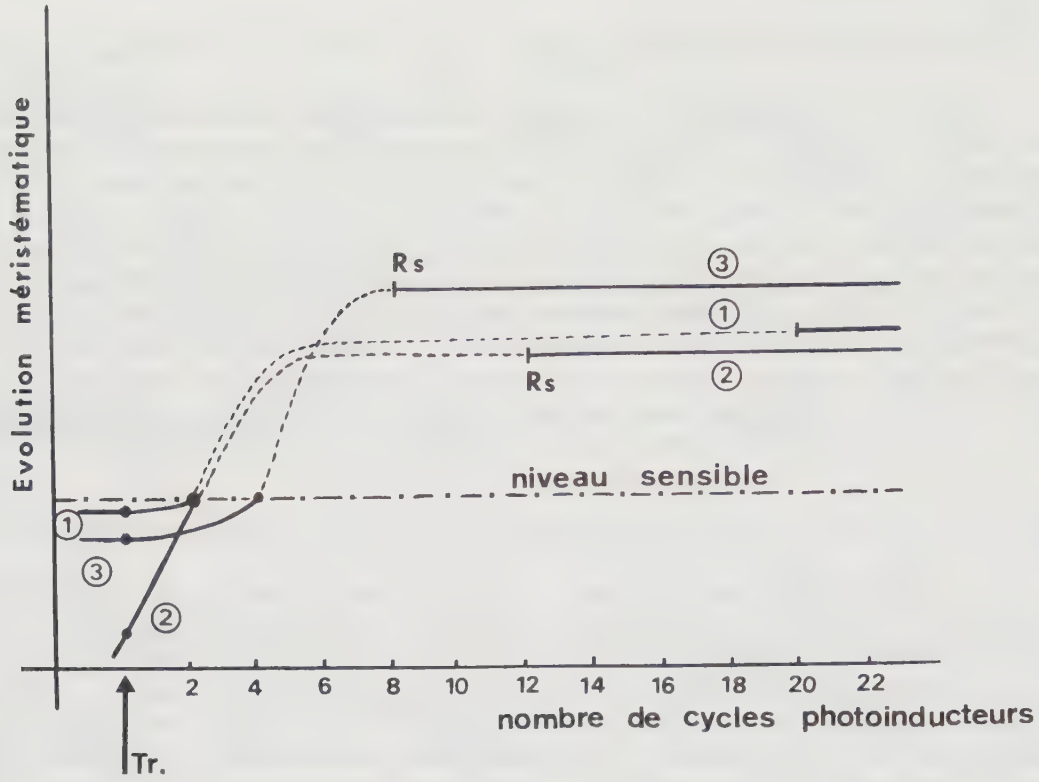


Fig. 70.– Evolution de l'état méristématique après transfert en photopériode inductrice.
Les portions de courbes représentées en pointillés indiquent un équilibre fluctuant floral-végétatif. Tr, moment de l'application du traitement ; Rs, état reproducteur devenu irréversible.

La courbe (1) représente l'évolution du méristème apical : un palier court précédant le début du traitement (TR) correspond à la phase végétative durant laquelle le méristème différencié et fonctionnel subit une succession d'initiation et de régénération qui ne modifie pas, à l'intérieur de certaines limites, sa structure et ses dimensions. Une portion ascendante indique une reprise d'activation (pyroninophilie plus forte, augmentation de la taille nucléolaire, prolifération cellulaire et élargissement des territoires méristématiques latéraux) aboutissant par suite du transfert en conditions photoinductrices à l'installation de l'état floral. Un nouveau palier représente l'état floral.

La courbe (2) représente l'évolution des méristèmes m_{10} à m_{12} : une période d'activation intense (portion ascendante) faisant suite à l'application du traitement et durant laquelle les primordiums indifférenciés accroissent leur volume puis effectuent leur différenciation progressive en méristèmes floraux zonés, précède un palier (phase florale différenciée) où l'état floral stable est atteint plus précocement que dans le cas du méristème apical.

La courbe (3) représente l'évolution des méristèmes inflorescentiels m_7 à m_9 : une première portion légèrement ascendante, de pente très faible, correspond à une reprise d'activation des méristèmes différenciés végétativement ou en voie de différenciation lors du transfert en condition photoinductrice et à

leur transformation progressive en méristèmes inflorescentiels organogènes ; une seconde portion ascendante, de pente plus forte, correspond à l'apparition (par dédifférenciation) puis au développement de méristèmes floraux secondaires ; la portion horizontale correspond à l'état floral rendu irréversible par l'application d'une eupériode de 8 cycles.

Signalons qu'un certain niveau d'activation doit être atteint pour que les apex soient sensibles à l'action de la photopériode (niveau sensible). Les portions de courbe représentées en pointillé, correspondent à une période d'instabilité physiologique durant laquelle l'équilibre reproducteur-végétatif peut encore être perturbé. On voit que, selon les méristèmes, l'état reproducteur stable (Rs) est atteint plus ou moins tardivement.

5. RESUME

La structure et le fonctionnement du méristème terminal de l'Impatiens Balsamina "Buisson fleuri", cultivée en conditions dyspériodiques, sont analogues à ceux qui caractérisent la phase végétative des plantes témoins.

L'induction expérimentale de la floraison provoque le passage progressif de la phase végétative à la phase reproductrice des différentes catégories méristématiques sans remaniement structural notable. L'aplanissement et l'élargissement de leur aire apicale sont les seules manifestations morphologiques décelables 3 jours après le début du traitement, résultant d'une activation d'origine photopériodique. Les méristèmes axillaires, inégalement sensibles à la photopériode, s'engagent dans un type de fonctionnement reproducteur qui ne modifie pas sensiblement leur évolution structurale histologique puisque les mêmes territoires méristématiques latéraux entrent en jeu dans la morphogénèse végétative et reproductrice ; une augmentation de la taille nucléolaire des régions latérales caractérise l'évolution cytologique de ces méristèmes.

Un stade ontogénique transitoire, durant lequel les caractères histologiques demeurent d'un type végétatif classique tandis que s'établit un fonctionnement méristématique floral, est décelable 4 à 6 jours après le début du traitement photoinducteur.

L'étude des caractéristiques cytohistologiques des divers méristèmes latéraux met en évidence l'existence d'un gradient méristématique le long de l'axe principal. Ce gradient est révélé, sous l'action d'une stimulation photopériodique suffisante, par l'expression organogène différente des méristèmes : le méristème terminal et les méristèmes axillaires d'ordre 7 à 8 (ou 9) dont l'organisation est déjà de type végétatif au début du traitement, sont respectivement à l'origine d'une fleur terminale tératologique pléïomère et d'inflorescences axillaires, les méristèmes axillaires latéraux d'ordre 10 à 12, cytologiquement homogènes, à contenu protoplasmique dense, sont à l'origine de fleurs solitaires. Une photostimulation efficace, conduisant à un état reproducteur stable, est quantitativement variable selon les catégories méristématiques ; une stimulation insuffisante produit un équilibre fluctuant floral-végétatif (ou inflorescentiel-végétatif) qui aboutit à la production de fleurs prolifères ou de pousses florifères.

QUATRIEME PARTIE

ETUDE ULTRASTRUCTURALE

CHAPITRE VIII

ULTRASTRUCTURE DU MERISTEME APICAL A DIFFERENTS STADES DU DEVELOPPEMENT

L'examen ultrastructural des différentes zones du méristème apical a été effectué chez des plantes cultivées en jour court photoinducteur de 8 heures. Dans le but de suivre les transformations ultrastructurales éventuelles, les méristèmes apicaux ont été prélevés au cours des différentes phases du développement,

1) phase végétative (stade d'initiation des 5ème et 6ème feuilles),

2) phase d'initiation des feuilles dites de transition (9ème et 10ème feuilles),

3) phase florale : a) stade d'initiation des pièces de la corolle, b) stade d'initiation des pièces de l'androcée.

D'autres observations ont été effectuées de façon homologue sur des méristèmes caulinaires de plantes cultivées en conditions dyspériodiques.

1. PHASE VEGETATIVE

Trois territoires cytologiques peuvent être distingués dans le méristème apical des plantes cultivées en dyspériode ou en photopériode inductrice de 8 heures (17 premiers jours de culture) ; nous les examinerons successivement.

A/ Zone latérale

Les cellules prismatiques de la première assise tunicale (Pl. XI), les cellules polygonales de la deuxième assise tunicale et celles du corpus (Pl. XI et XII) renferment un volumineux noyau contenant un, parfois deux nucléoles flanqués le plus souvent d'un corps annexe latéral ou micronucléole ; les nombreuses vacuoles subsphériques sont plus petites dans la première assise tunicale ; l'appareil de Golgi est peu développé, 3 ou 4 dictyosomes sont apparents par cellule (Pl. XIII, 1 et 2) ; quelques globules osmiophiles de nature lipidique sont dispersés dans le hyaloplasme dense ; les mitochondries, dont le nombre moyen calculé sur une dizaine de sections cellulaires pourvues du noyau est de 10,8, présentent une section arrondie dont le diamètre varie de 0,4 à 0,8 µ ou allongée mesurant jusqu'à 1,4 µ de longueur ; à côté de ces chondriosomes reconnaissables

à leurs crêtes internes légèrement dilatées (Pl. XIV) existent des proplastes (4,3 en moyenne par section cellulaire), peu structurés, allongés, mesurant 1,2 à 1,6 µ de longueur (un ou deux replis lamellaires et quelques crêtes sont visibles à l'intérieur d'un stroma homogène) ; le hyaloplasme dense comporte des ribosomes libres et des polysomes (Pl. XIV) ; le reticulum endoplasmique, peu développé, irrégulièrement réparti, est représenté par quelques profils lamellaires associés localement à quelques ribosomes (Pl. XIV).

B/ Zone apicale axiale

Le contraste net existant entre cette zone et la zone latérale est dû à la vacuolisation plus importante des cellules axiales (Pl. XV) ; en effet, on remarque que les cellules de la première assise tunicale, de taille inférieure à celles de la zone latérale, montrent de nombreuses petites vacuoles arrondies et confluentes ; le système vacuolaire apparaît plus développé dans les cellules de la deuxième assise tunicale et du corpus ; quelques inclusions osmiophiles, de nature probablement tannifère, sont apparentes à l'intérieur des vacuoles de ces différentes assises (Pl. XVI, 1 et 2). La répartition des ribosomes est plus homogène que dans les zones latérales précédemment décrites : il existe peu (ou pas du tout) d'associations ribosomales en rosette (Pl. XVI, 1 et 2) ; les mitochondries et les proplastes dont le nombre moyen (respectivement de 8,4 et 3) est inférieur à celui des régions latérales, ont une morphologie sensiblement identique à celle qui a été décrite précédemment, quelques mitochondries et proplastes plus allongés se rapprochent du type filamenteux ; le reticulum endoplasmique peu développé est constitué de profils lamellaires irrégulièrement associés à des ribosomes, certaines portions apparaissent agranulaires (Pl. XVII).

C/ Zone médullaire

Dans les cellules du méristème médullaire, le système vacuolaire développé est constitué de vacuoles confluentes de petite taille et d'une ou plusieurs grandes vacuoles (Pl. XVIII, 1) ; le hyaloplasme comporte des ribosomes irrégulièrement répartis (Pl. XVIII, 2) et contient des mitochondries filamenteuses et granuleuses très structurées ainsi que des plastes indifférenciés (Pl. XVIII, 2). Le reticulum endoplasmique faiblement développé présente quelques profils hérissés de ribosomes.

2. PHASE FLORALE

L'édification des feuilles dites de transition, des pièces de la corolle et de l'androcée s'effectue sans modification apparente de la zonation méristématique ; nous examinerons successivement les territoires homologues.

A/ Zone latérale

On observe, dès le stade d'initiation des feuilles de transition, une augmentation progressive de la densité hyaloplasmique dans les cellules des régions latérales et une plus faible hydratation cellulaire correspondant à une fragmentation vacuolaire, qui persistent durant l'initiation des pièces périanthaires et reproductrices (Pl. XIX, 1 et 2 et Pl. XX) ; à ce stade, le nombre des mitochondries atteint une valeur moyenne de 11,2 qui se maintient durant toute la période florale ; le nombre moyen des proplastes et des dictyosomes con-

serve une valeur voisine de celle qui a été remarquée en période végétative ; les ribosomes constituent des associations pluriunitaires denses (Pl. XX, 1 et 2) ; le reticulum endoplasmique dont la distribution apparait toujours plus ou moins parallèle aux parois cellulaires, est de type rough (Pl. XX, 2) ; les proplastes et les mitochondries de section arrondie ou allongée sont morphologiquement identiques à ceux de la période végétative.

B/ Zone apicale axiale

Les cellules des deux assises de la tunica et du corpus sont, à ce stade, toujours caractérisées par une vacuolisation importante (Pl. XXI et XXIII) ; une légère augmentation du nombre des organites hyaloplasmiques se manifeste au moment de l'initiation des pièces de transition et se poursuit durant l'initiation des pièces reproductrices ; le nombre moyen des mitochondries, initialement de 8,4, s'accroît ainsi au taux de 8,8 puis 9,8 ; le même phénomène s'observe relativement au nombre moyen des proplastes dont la valeur initiale (3) s'accroît (3,5) puis se maintient à une valeur maximale (4,1) ; quelques rares ribosomes sont associés par place aux profils lamellaires du reticulum endoplasmique de tendance smooth (Pl. XXI et Pl. XXIV, 2) ; la répartition du hyaloplasme est homogène (Pl. XXIV, 1 et 2) ou parfois légèrement hétérogène comportant dans certaines aires hyaloplasmiques des ribosomes libres ou associés.

C/ Zone médullaire

Les cellules de grande taille (Pl. XXV, 2 et Pl. XXVI, 1) sont caractérisées par une vacuolisation très importante ; le hyaloplasme contient des profils lamellaires associés ou non à des ribosomes ; la densité hyaloplasmique est peu élevée ; les ribosomes apparaissent libres ou associés en polysomes ; les plastes en voie de différenciation présentent quelques empilements lamellaires et quelques crêtes internes dilatées.

En phase végétative et en phase florale, l'ultrastructure du nucléole est comparable : deux constituants distincts fibrillaires (f) et granulaires (g) sont enrobés dans une matrice amorphe (m) peu dense aux électrons (Pl. XXVII, 1 à 4). Les unités fibrillaires de 45 à 100 Å constituent la majeure partie du volume nucléolaire (Pl. XXVII, 1 et 2) ; on distingue des zones fibrillaires plus ou moins denses (fd) ; les unités granulaires de 100 à 160 Å constituent une couche périphérique mince, lâche, d'épaisseur variable et tapissent aussi ultérieurement les espaces clairs qui entament le volume nucléolaire (Pl. XXVII, 2 et 3) ; les aspects morphologiques variés du nucléole (spongieux, reticulé, vacuolisé, compact) sont en rapport étroit avec le mode de distribution variable de ces formations.

3. CONCLUSIONS

Le méristème apical de l'Impatiens Balsamina atteint l'état floral sans remaniement profond de l'ultrastructure ; en période végétative ou florale, les territoires méristématiques latéraux et axiaux présentent des caractéristiques voisines.

En période végétative, les zones latérales organogènes sont de façon classique, constituées de cellules peu vacuolisées, à rapport nucléo-plasmique élevé, à hyaloplasme dense, riches en polyribosomes et à reticulum endoplasmique de type smooth ; la zone apicale axiale présente une vacuolisation importante, un hyaloplasme moins dense constitué essentiellement de ribosomes libres, répartis de façon homogène, un reticulum endoplasmique de tendance smooth ; ces deux régions sont dépourvues de plastes différenciés et d'amidon.

En période florale, ces caractéristiques persistent ; dans les cellules des régions latérales, l'accroissement de la taille nucléolaire et de la basophilie cytoplasmique déjà observé en microscopie optique, est accompagné d'une légère augmentation du nombre des mitochondries et d'une diminution de l'hydratation cellulaire par fragmentation vacuolaire ; la zone apicale axiale, dont les cellules demeurent fortement vacuolisées, présente également une légère augmentation de la densité des organites cellulaires.

Ces observations sont préliminaires, elles devront faire l'objet d'une analyse statistique ultérieure ; il serait intéressant de reprendre l'étude de la densité des organites cellulaires et des ribosomes aux divers stades du développement végétatif et floral.

PLANCHES XI A XXVII

PLANCHE XI

Stade végétatif, S. vég.. Territoire méristématique de flanc.

Organisation ultrastructurale des 1ère et 2ème assises tunicales (X 9 000).

TU_1, première assise tunicale ; TU_2, 2ème assise tunicale ; NO, noyau ; NU, nucléole ; M, mitochondrie ; PP, proplaste ; G, dictyosome ; CH, chromosome ; ↑ , globule osmiophile ; ↕ , corps annexe du nucléole (micronucléole) ; V, vacuole ; I, inclusion vacuolaire.

PLANCHE XI

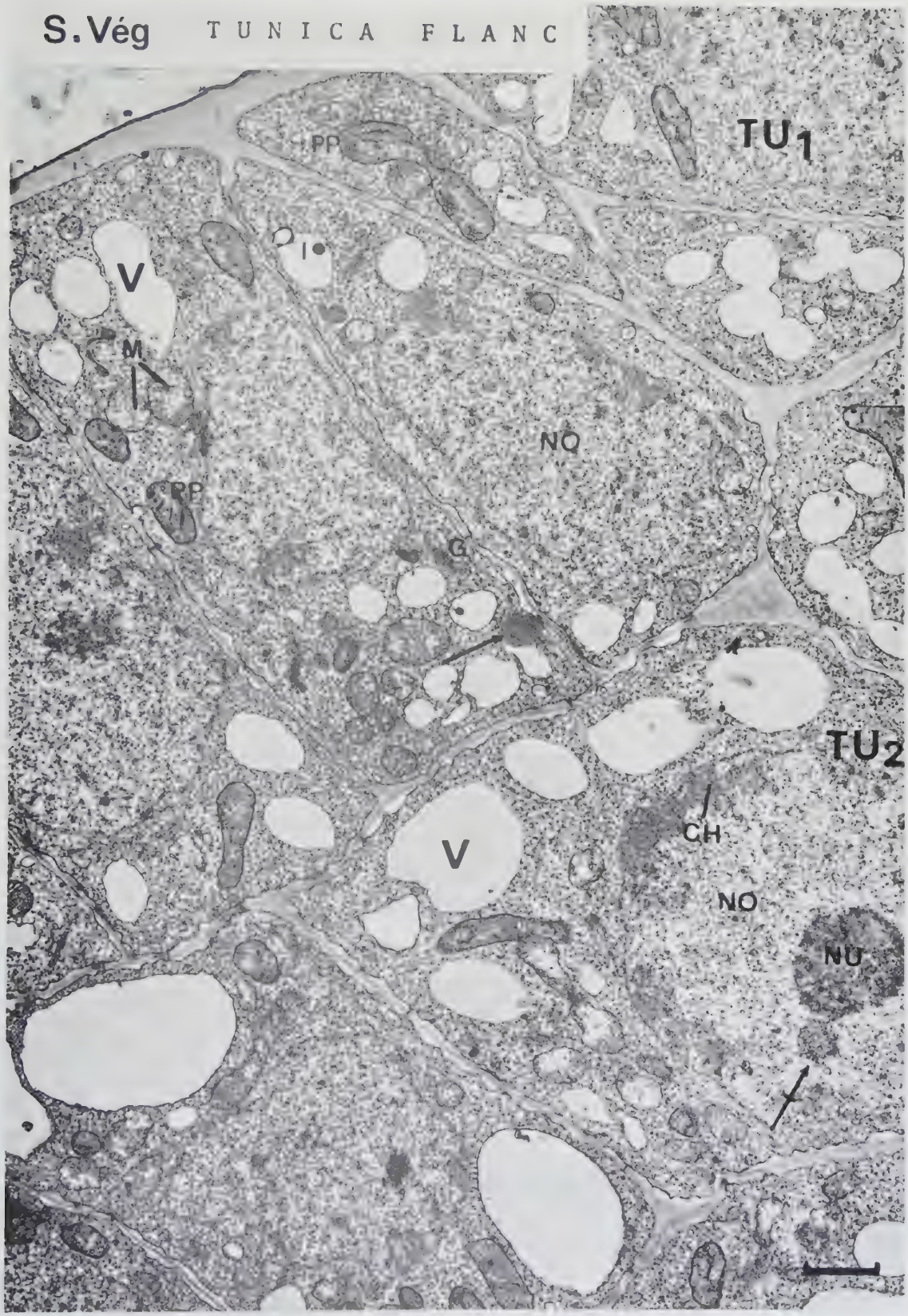


PLANCHE XII

Stade végétatif. Territoire méristématique de flanc.

Organisation ultrastructurale du corpus organogène (noter la présence d'une mitose péricline, MI, située dans la 1ère assise du corpus) (X 9 000).

NO, noyau ; NU, nucléole ; M, mitochondrie ; PP, proplaste ; G, dictyosome ; CH, chromosomes disposés en plaque équatoriale ; ↑, globule osmiophile ; ↓, corps annexe du nucléole (micronucléole) ; V, vacuoles ; I, inclusion vacuolaire. Le sens de la double flèche indique la direction épidermique.

PLANCHE XII

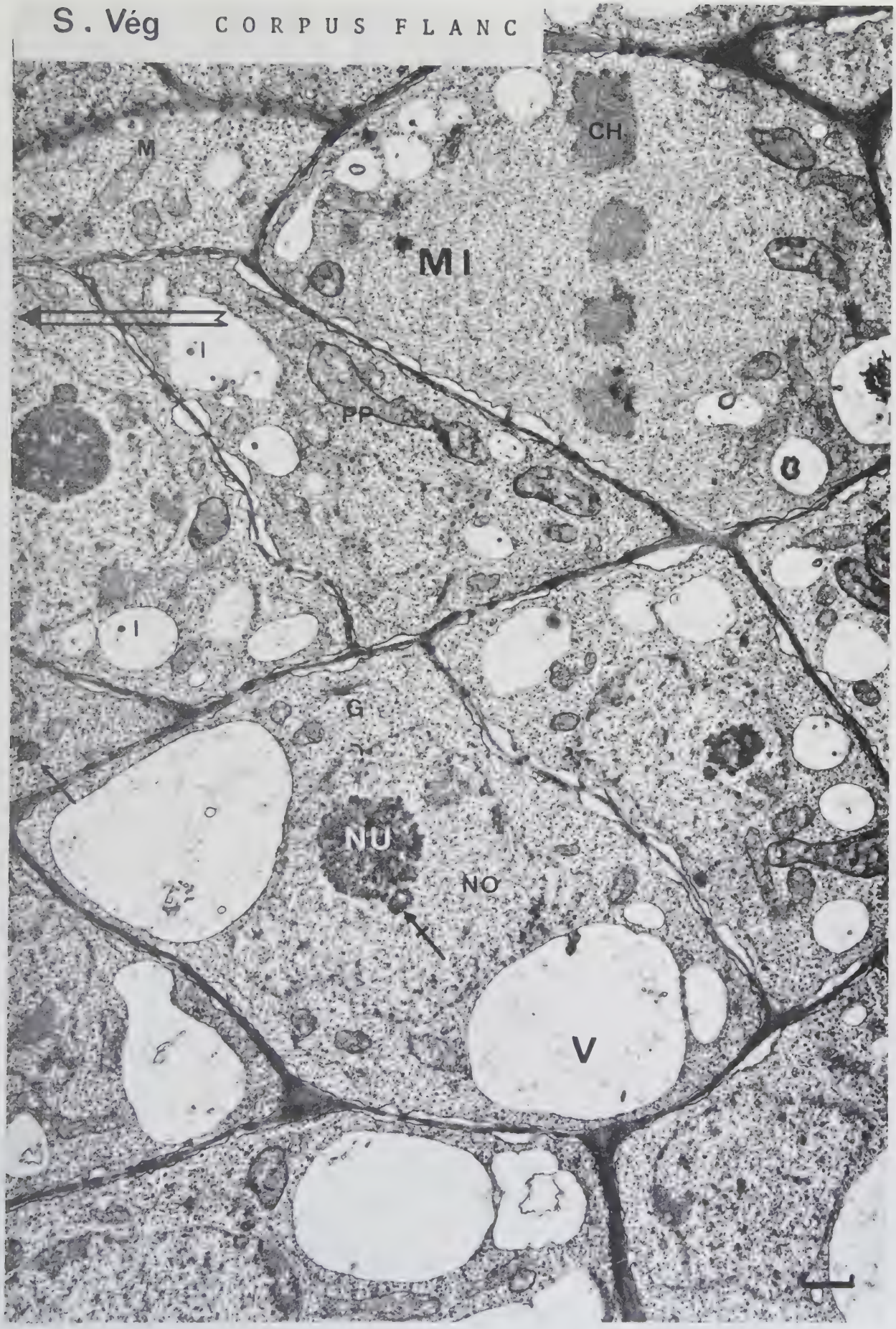


PLANCHE XIII

Stade végétatif. Territoire méristématique de flanc.

Fig. 1.– Détail cellulaire de la 1ère assise tunicale (X 18 000).

Fig. 2.– Détail cellulaire du corpus (X 18 000).

G, Dictyosome ; M, mitochondrie ; V, vacuole ; NO, noyau ; NU, nucléole ; CH, chromosome ; les flèches (↗) indiquent quelques profils du reticulum endoplasmique.

PLANCHE XIII

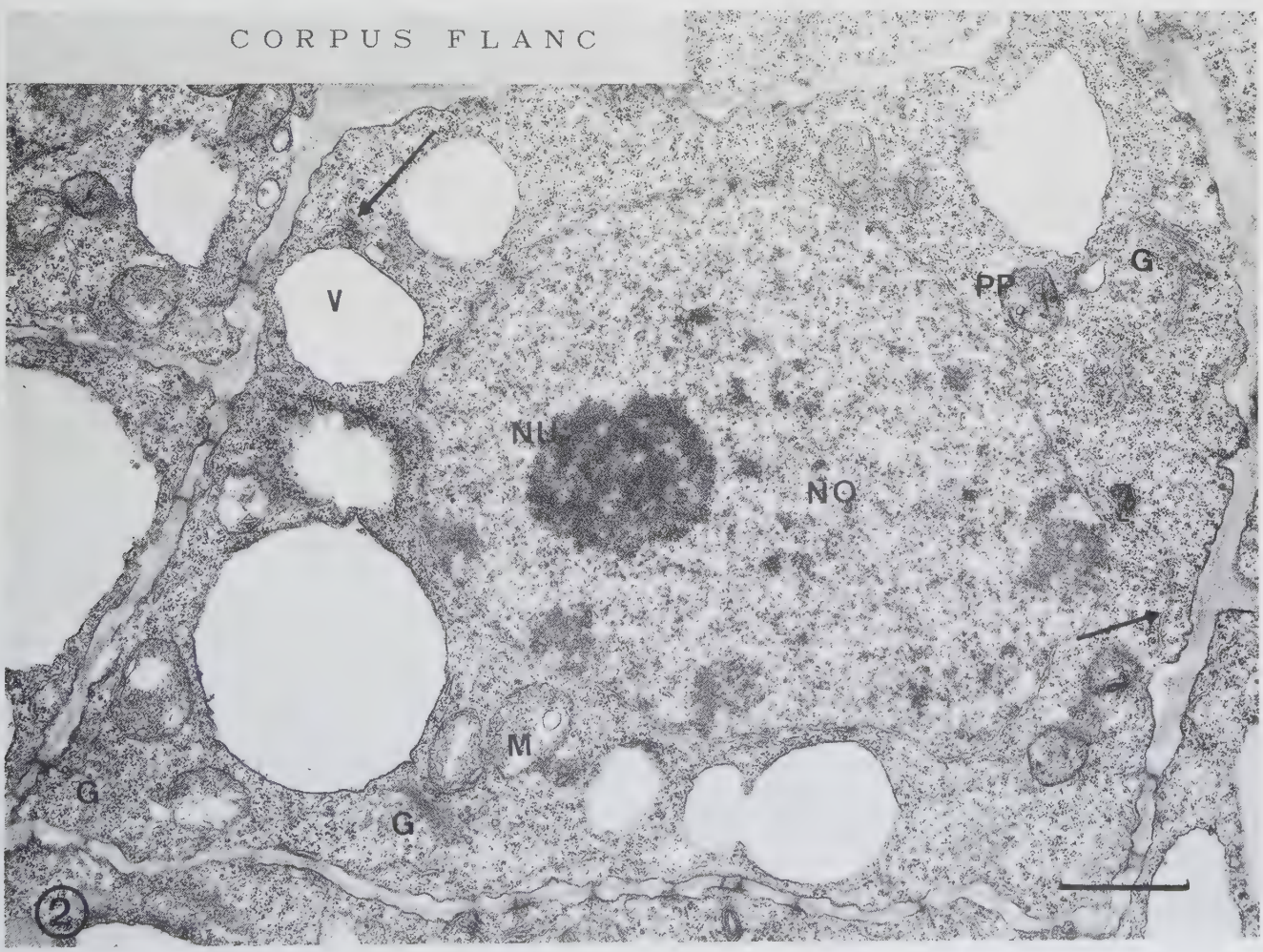


PLANCHE XIV

Stade végétatif. Territoire méristématique de flanc.

Portion cytoplasmique d'une cellule du corpus (X 66 500).

Les flèches (↑) montrent quelques profils peu développés du reticulum endoplasmique (type rough) ; M, mitochondrie comportant de nombreuses crêtes internes ; PP, proplaste ; RI, ribosome libre ; P.RI, polysome.

PLANCHE XIV

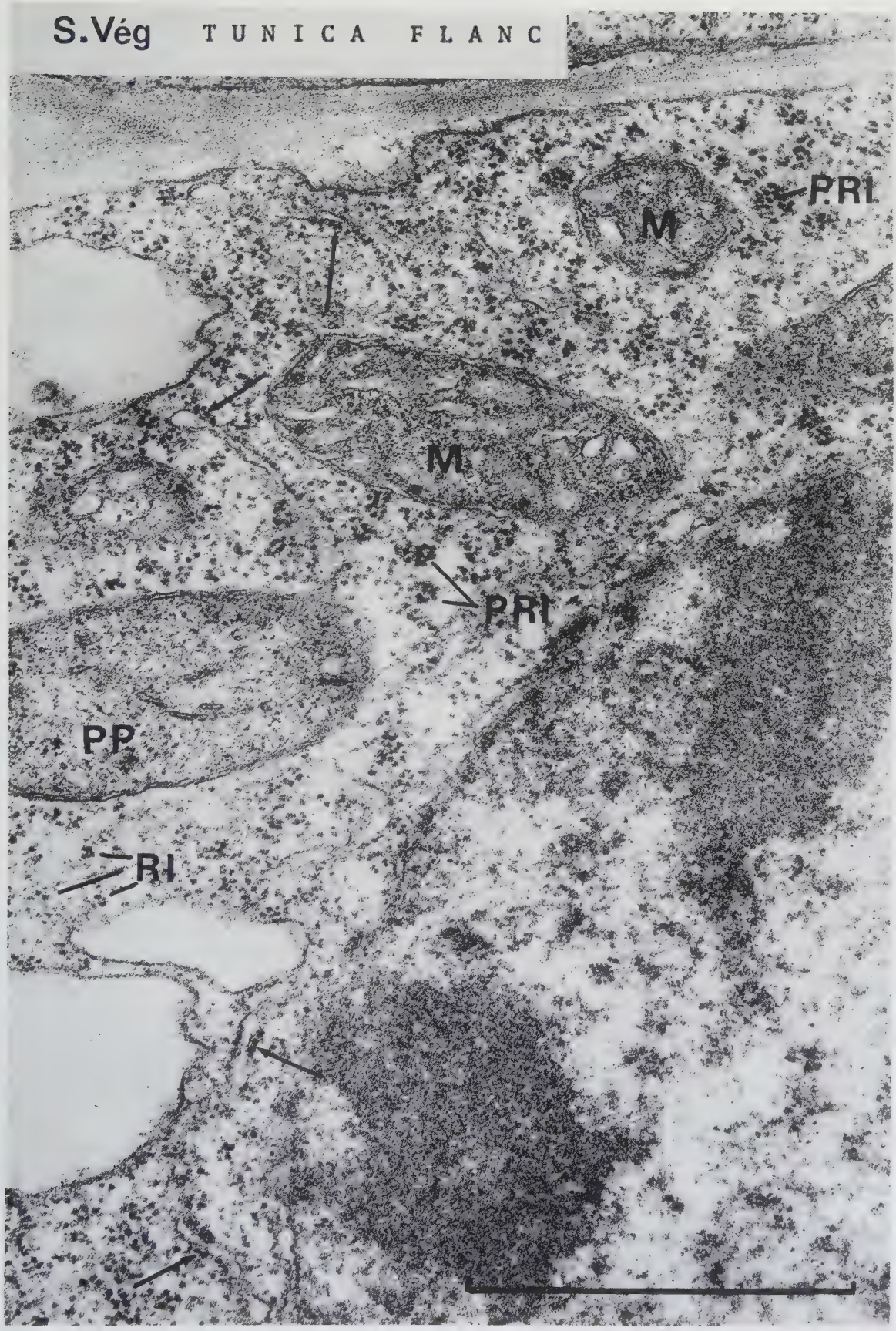


PLANCHE XV

Stade végétatif. Territoire méristématique axial.

TU_1, première assise tunicale ; TU_2, 2ème assise tunicale ; CO, corpus ; ↑, inclusions vacuolaires ; //, division anticline récente (X 9 000).

PLANCHE XV

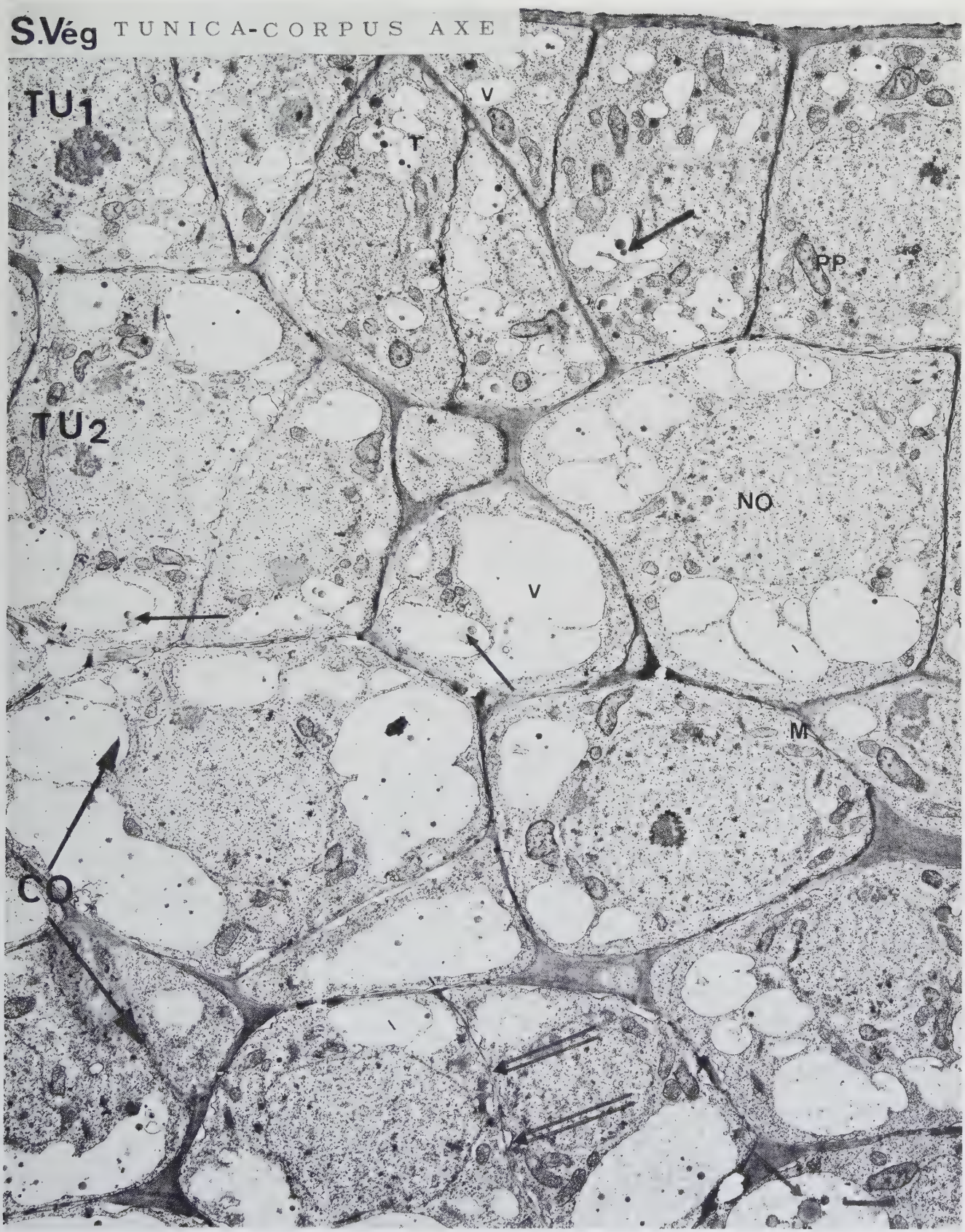


PLANCHE XVI

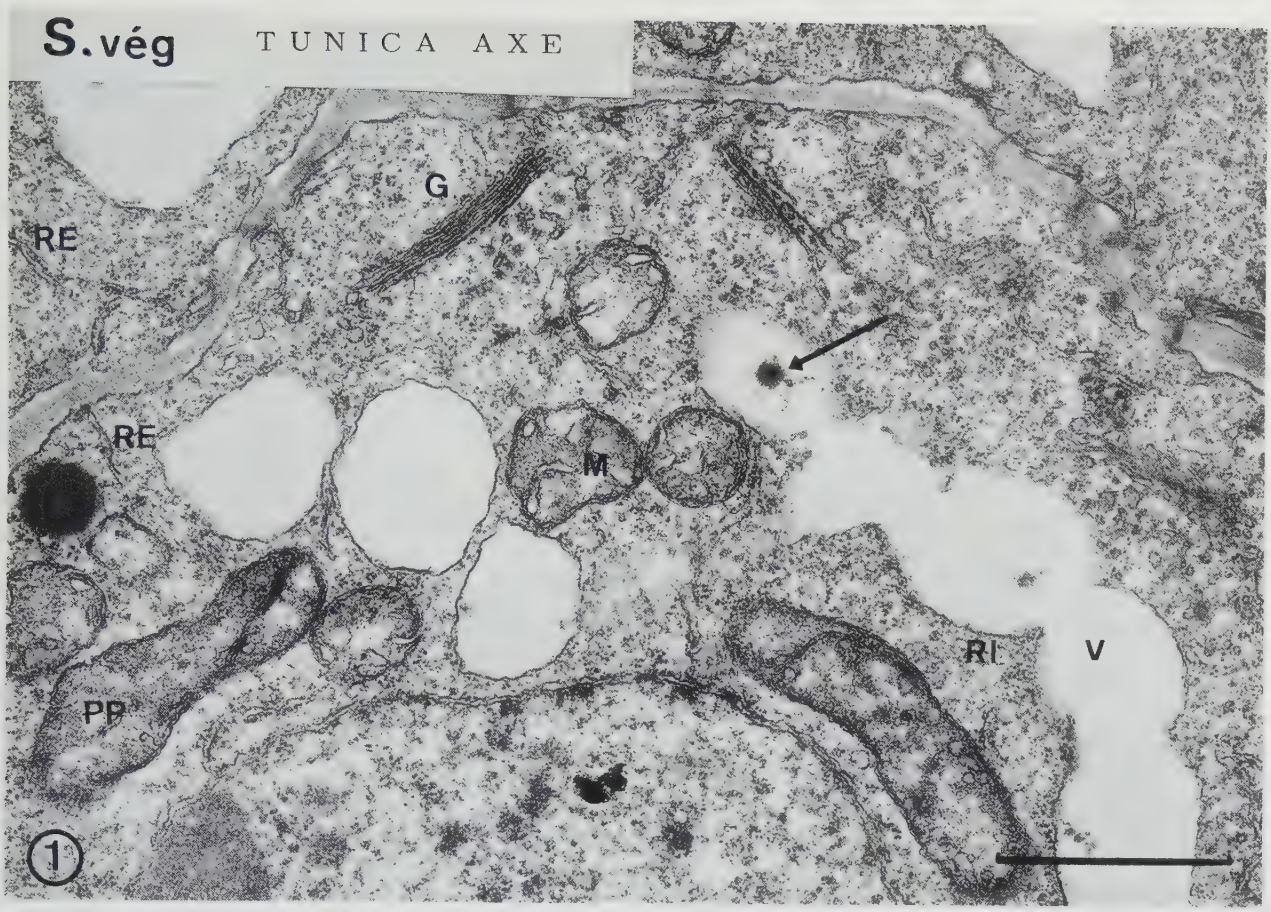
Stade végétatif. Territoire méristématique axial.

Fig. 1.– Détail cellulaire de la 2ème assise tunicale (X 30 500).

Fig. 2.– Détail cellulaire du corpus (X 37 000).

Les ribosomes, RI, sont répartis de façon homogène. Le reticulum endoplasmique, RE, présente des profils agranulaires.

PLANCHE XVI



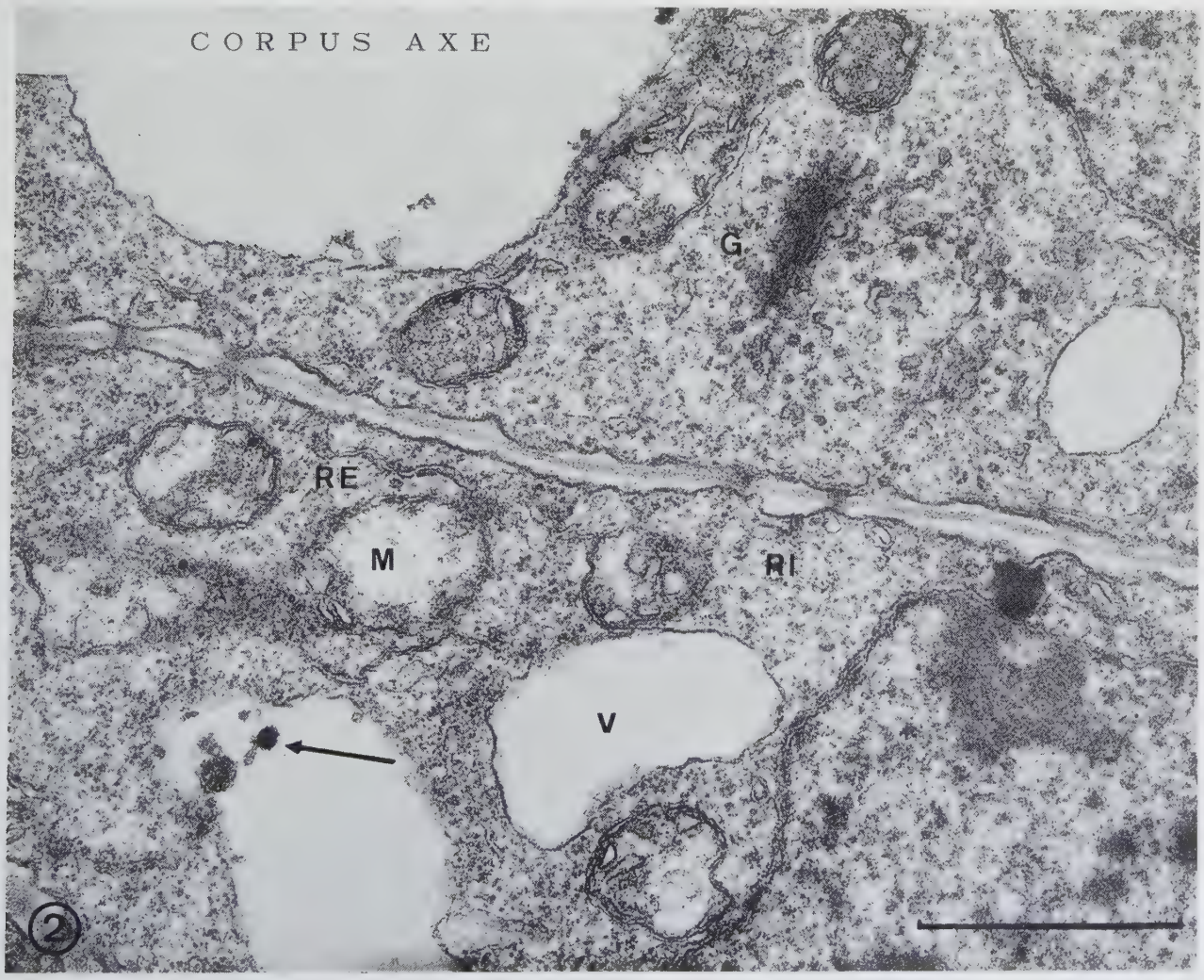


PLANCHE XVII

Stade végétatif. Territoire méristématique axial.

Détail cytoplasmique d'une cellule de la tunica (X 95 700).

Les flèches montrent les profils agranulaires du reticulum endoplasmique (tendance smooth). Les ribosomes, RI, sont répartis uniformément. Il existe peu d'associations ribosomales, P. RI ; PL, plasmalemme.

PLANCHE XVII

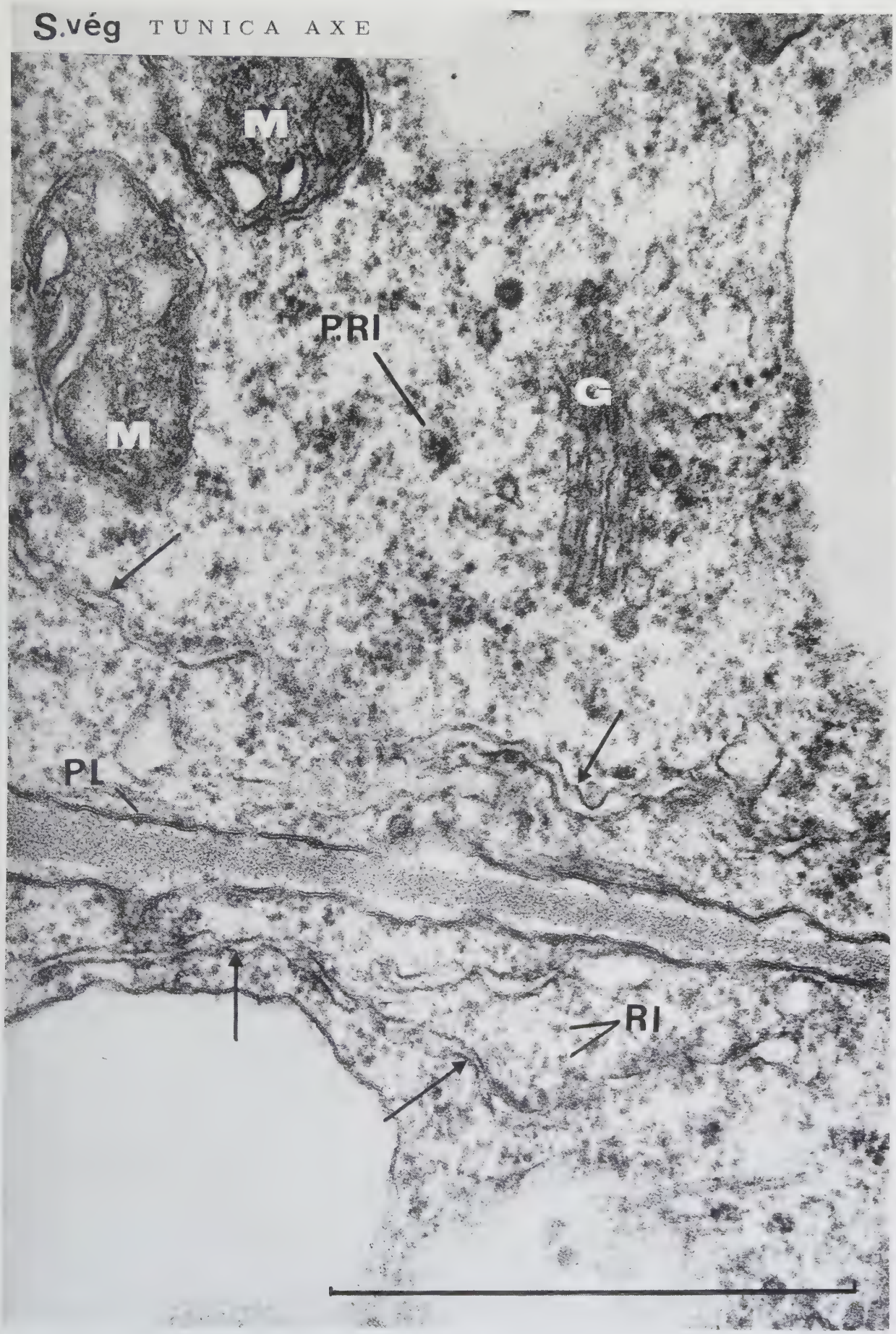


PLANCHE XVIII

Stade végétatif. Méristème médullaire.

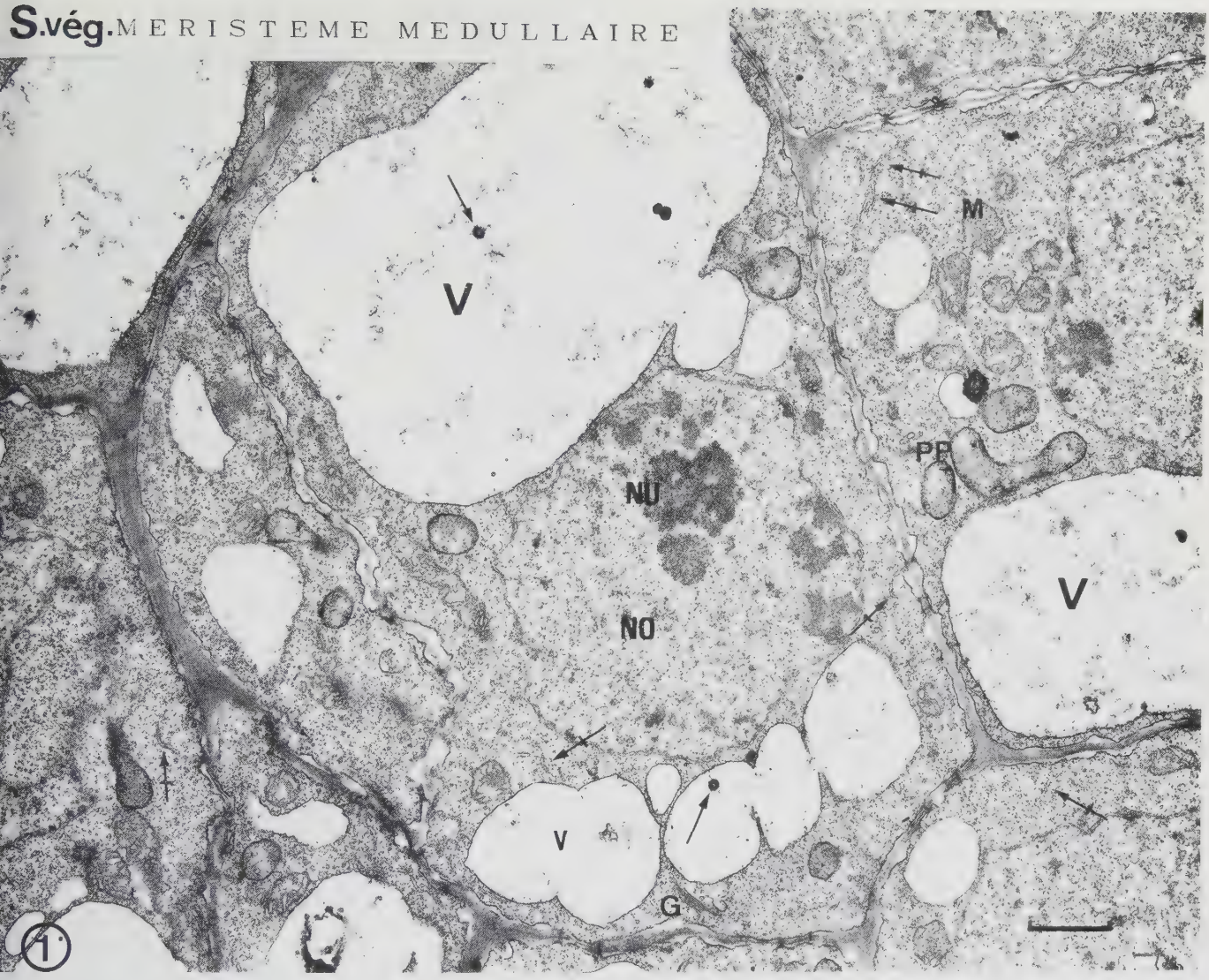
Fig. 1.– Organisation ultrastructurale (X 12 000). Le système vacuolaire comporte de grandes vacuoles, V, et des vacuoles plus réduites, v, contenant des inclusions osmiophiles mises en évidence par des flèches ; le reticulum endoplasmique (type rough) est souligné par des flèches.

Fig. 2.– Détail cytoplasmique (X 63 800).

PE, Pellicule endoplasmique ; M, mitochondrie ; PP, proplaste.
La répartition ribosomale, RI, est peu dense.

PLANCHE XVIII

S.vég. MERISTEME MEDULLAIRE



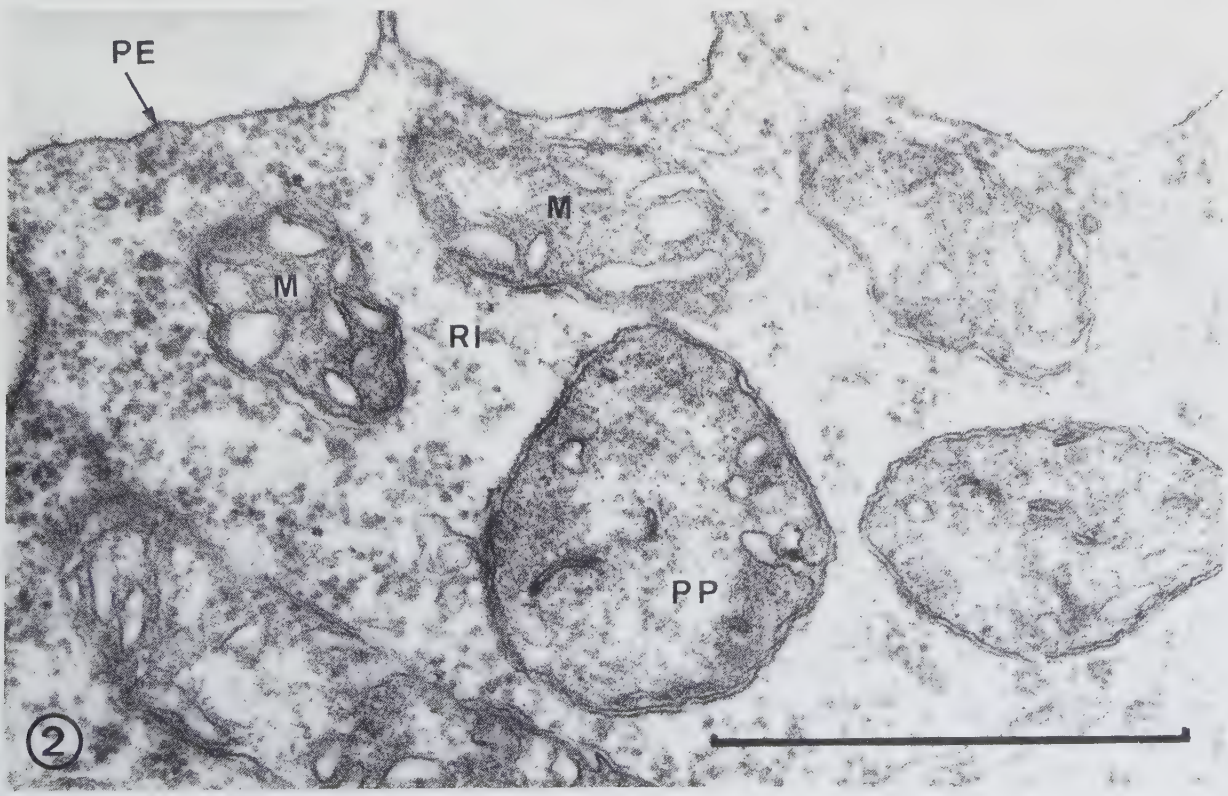


PLANCHE XIX

Stade floral, S.FL. Territoire méristématique de flanc.

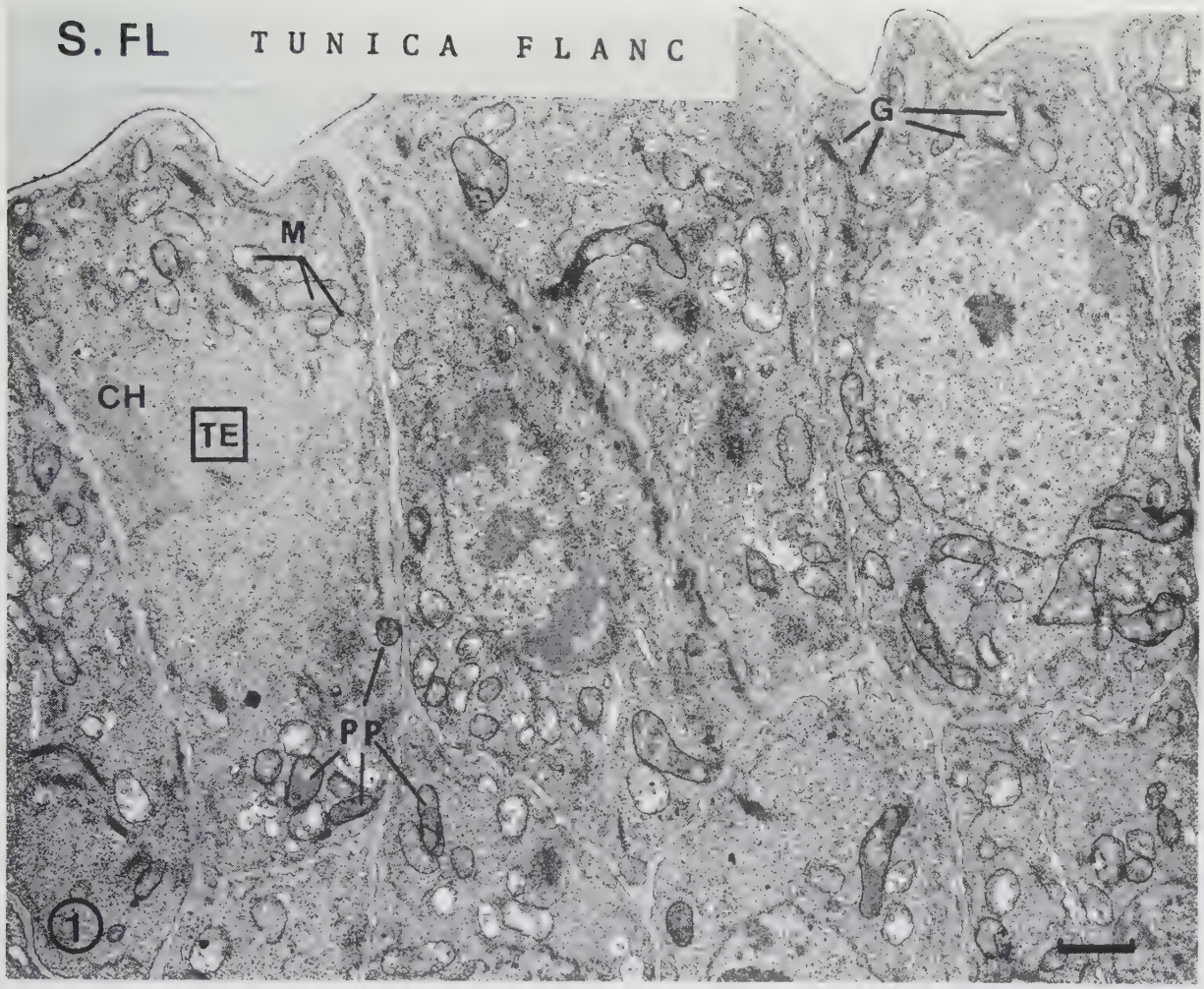
Fig. 1.– Première assise tunicale ; les cellules présentent une forte densité cytoplasmique (X 9 600).

M, Mitochondrie ; PP, proplaste ; G, dictyosome. Une télophase anticline, TE, est partiellement visible ; CH, chromosomes.

Fig. 2.– Cellules du corpus ; même densité cytoplasmique (X 13 500) ; un stade de prophase, PRO, est partiellement apparent.

CH, Chromosomes.

PLANCHE XIX



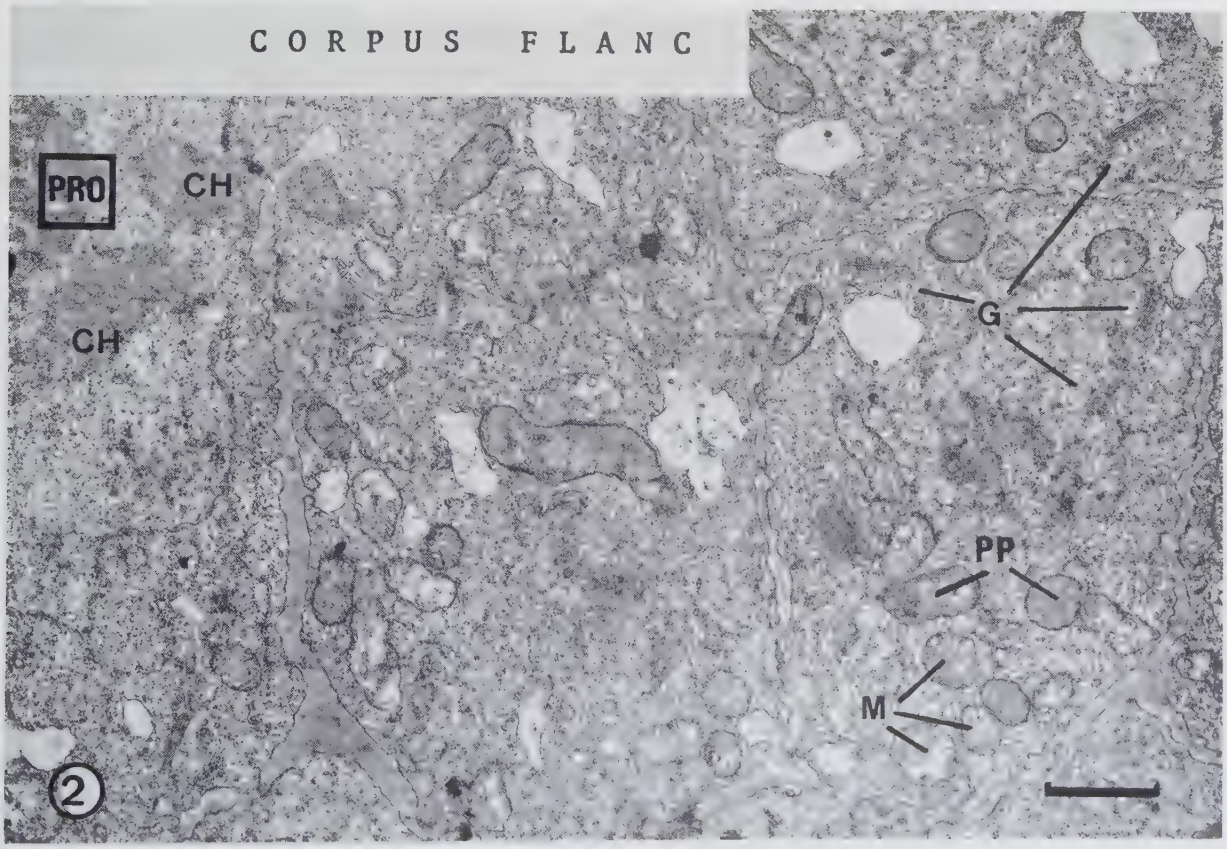


PLANCHE XX

Stade floral. Territoire méristématique de flanc.

Fig. 1.– Détail cytoplasmique (X 80 000).

P. RI, Polysomes ; M, mitochondries ; GO, globule osmiophile ; MY, figure myélinique.

Fig. 2.– Détail hyaloplasmique (X 80 000).

RE, Profils du reticulum endoplasmique auxquels sont associés des ribosomes, RI ; P. RI, polysomes.

PLANCHE XX

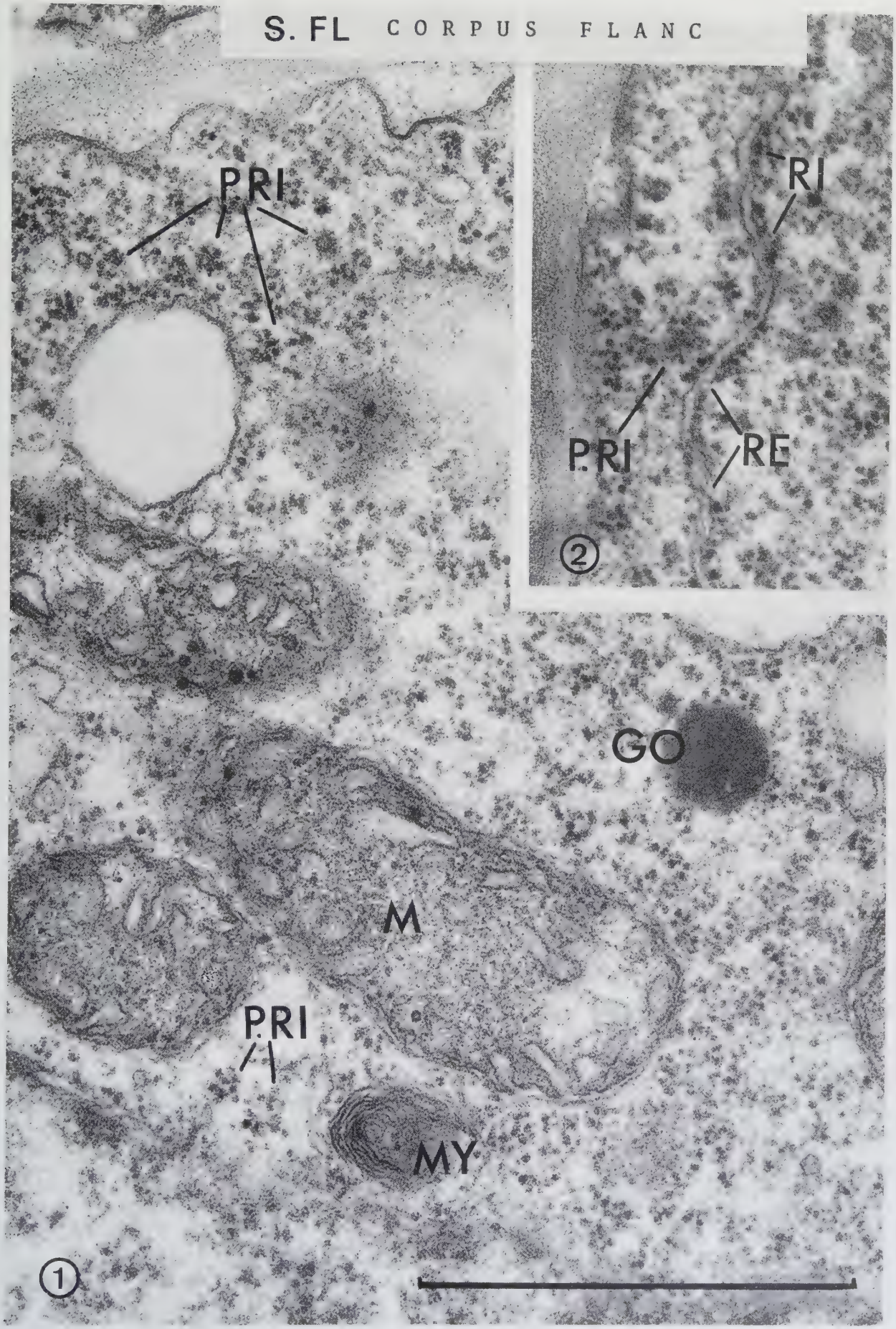


PLANCHE XXI

Stade floral. Territoire méristématique axial

L'hydratation cellulaire est toujours importante : présence de vacuoles sphériques, V ; RE, reticulum endoplasmique de tendance smooth (X 20 160).

PLANCHE XXI

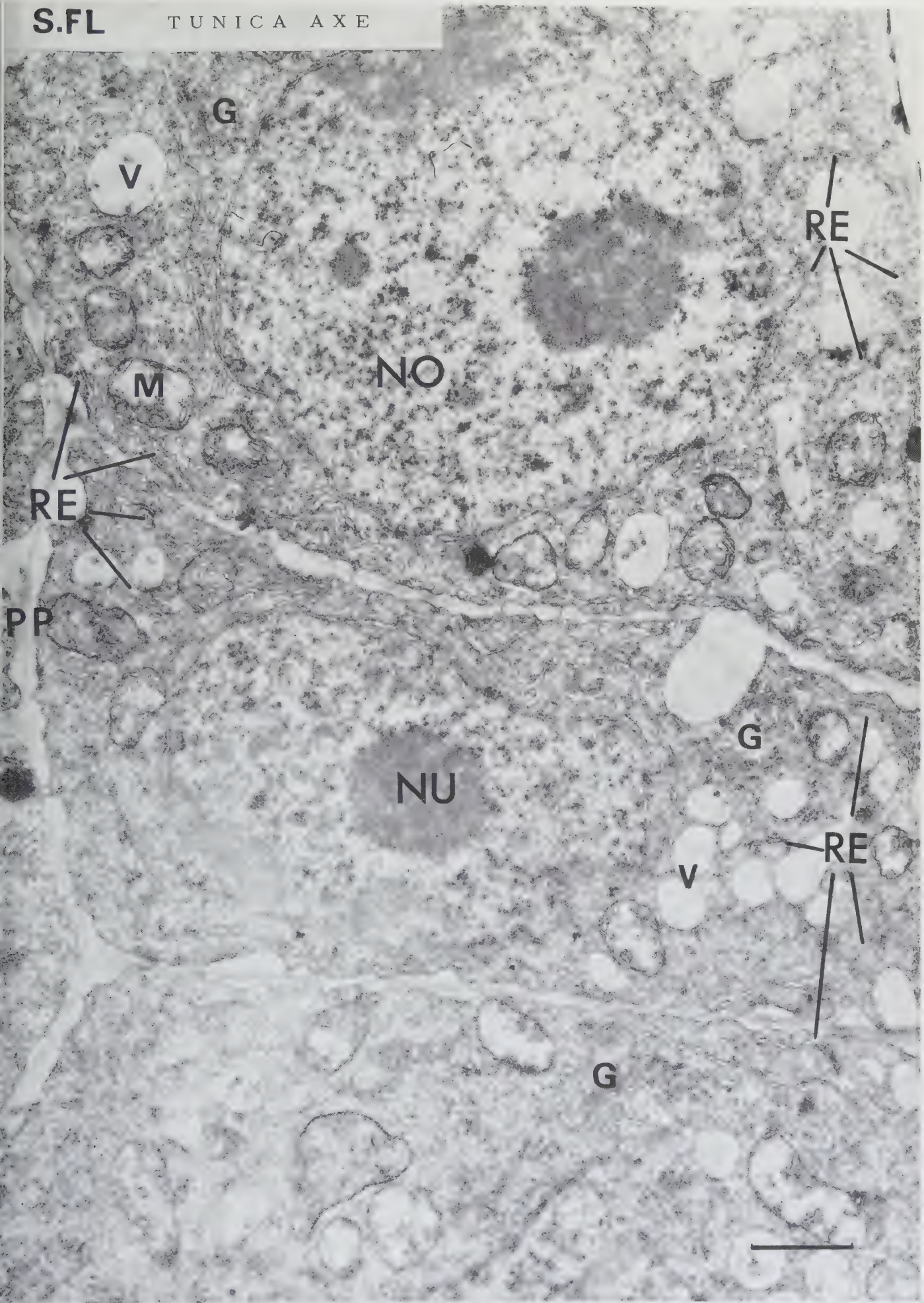


PLANCHE XXII

Stade floral. Territoire méristématique axial

Portion cytoplasmique distale d'une cellule de la 1ère assise tunicale ; le nombre des organelles est élevé (X 37 620).

P, Paroi cellulaire externe ; CU, cuticule ; RE, reticulum endoplasmique de tendance smooth.

PLANCHE XXII

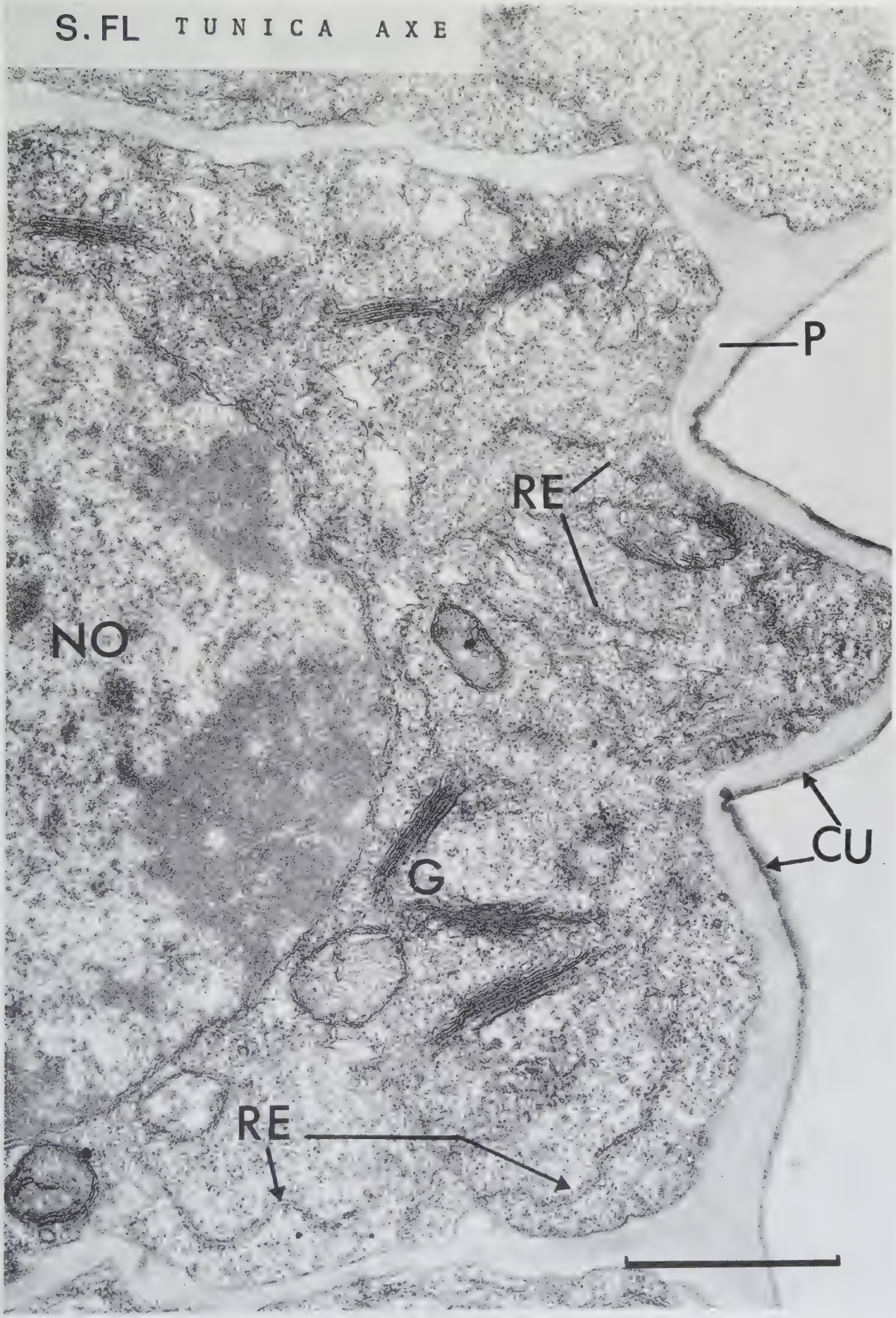


PLANCHE XXIII

Stade floral. Territoire méristématique axial

Organisation cellulaire du corpus. L'hydratation vacuolaire est importante. Le reticulum endoplasmique comporte des portions lisses (flèches simples) et des portions granulaires (flèches doubles). La répartition ribosomale est homogène (X 37 000).

M, Mitochondries ; PP, proplastes ; V, vacuoles.

PLANCHE XXIII

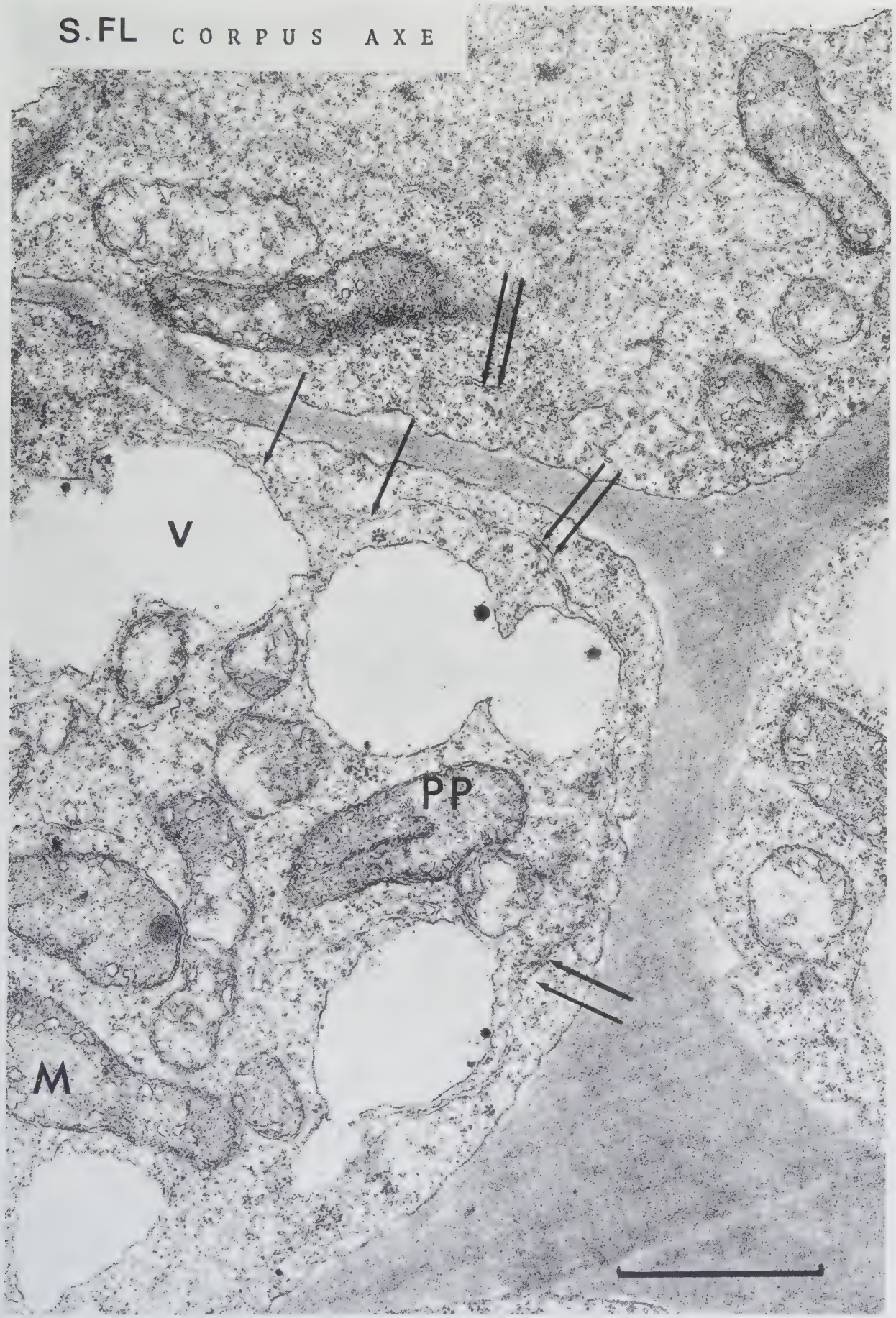


PLANCHE XXIV

Stade floral. Territoire méristématique axial

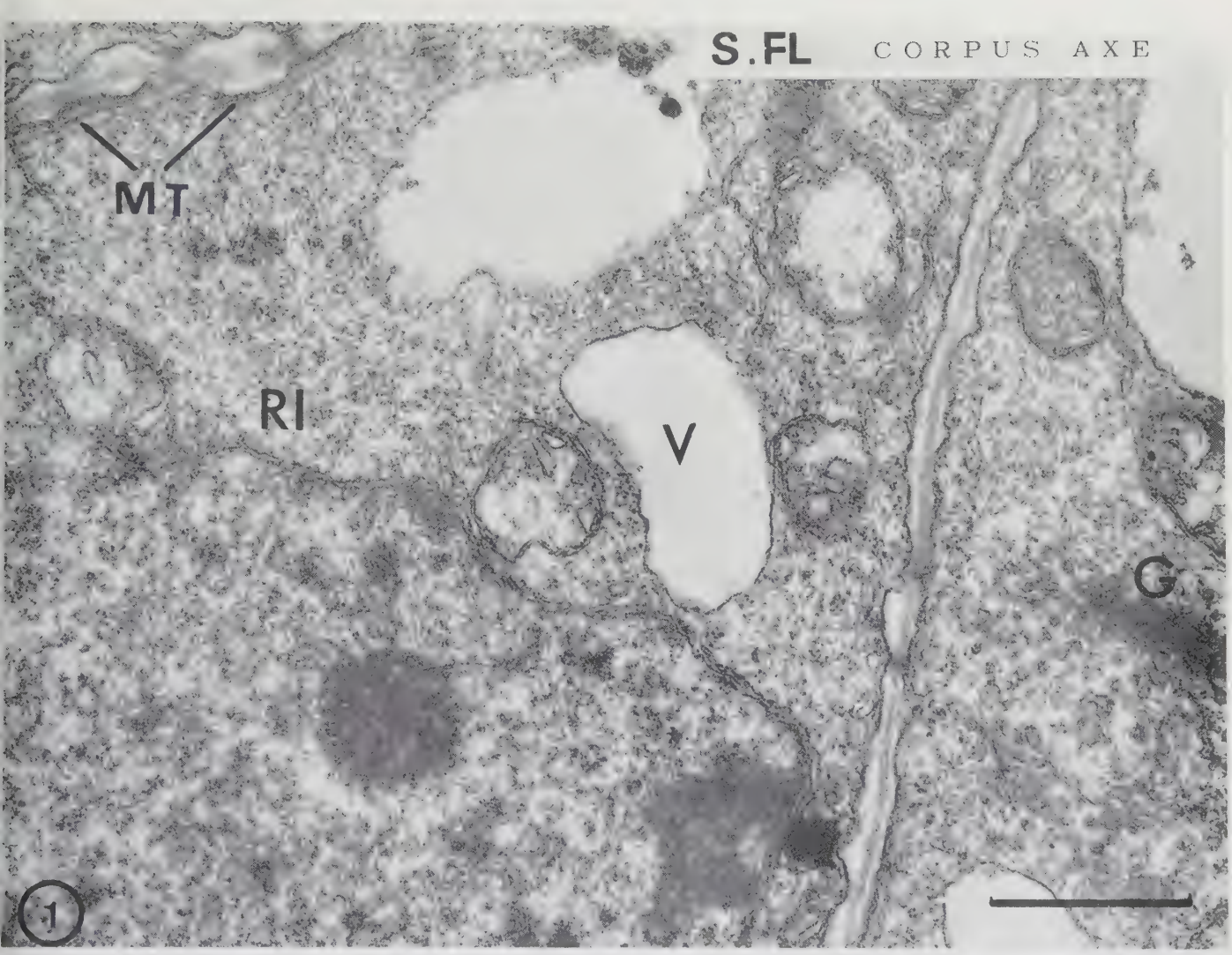
Fig. 1.– Détail cytoplasmique d'une cellule du corpus. La répartition ribosomale, RI, est homogène (X 30 500).

MT, Microtubules longeant la paroi cellulosique ; G, dictyosome ; V, vacuole.

Fig. 2.– Détail hyaloplasmique. Le reticulum endoplasmique, RE, comporte des profils granulaires (flèche double) et des portions agranulaires (flèche simple) (X 95 000).

MT, Microtubules ; GO, globule osmiophile ; PE, pellicule endoplasmique ; V, vacuole.

PLANCHE XXIV



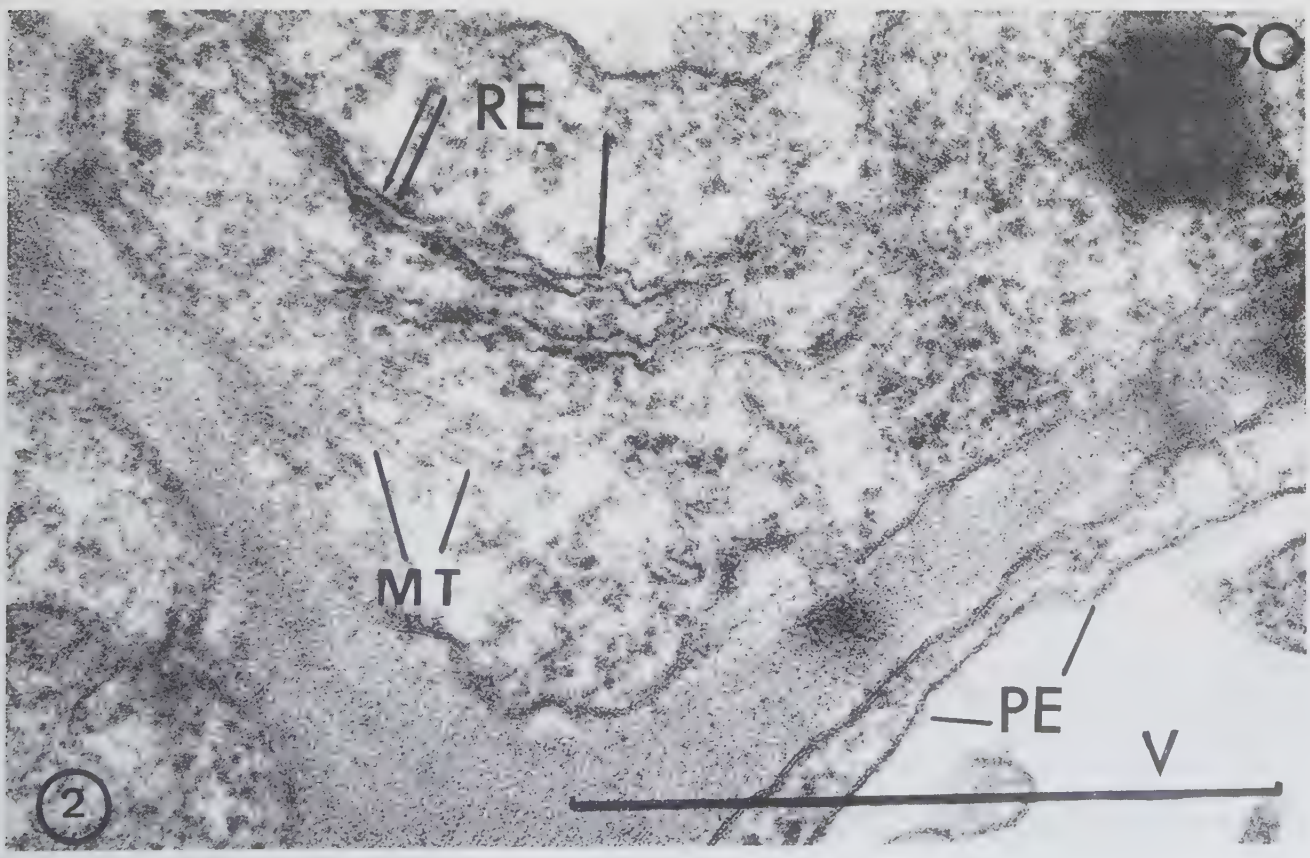


PLANCHE XXV

Fig. 1.– Stade d'initiation des feuilles de transition, S. TR. Territoire méristématique de flanc.

Portion cytoplasmique d'une cellule du corpus ; répartition ribosomale, RI, hétérogène ; reticulum endoplasmique, RE, de type rough (X 21 000).

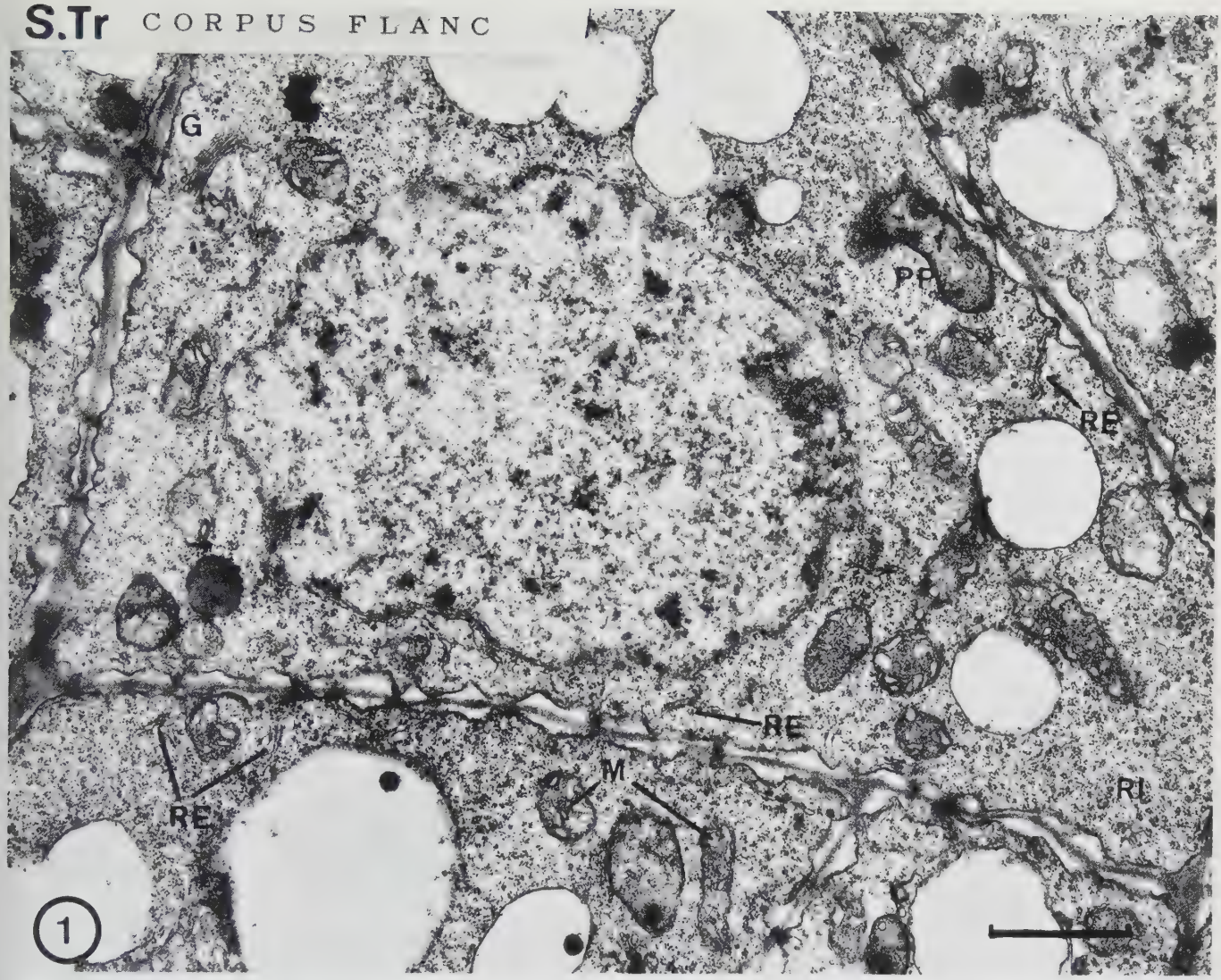
M, Mitochondrie ; PP, proplaste ; G, dictyosome.

Fig. 2.– Stade floral, S.FL. Méristème médullaire

On remarque une forte hydratation du vacuome, V (X 14 200).

M, Mitochondrie ; PP, proplaste.

PLANCHE XXV


S.Tr CORPUS FLANC
G
PP
RE
RE
M
RE
RI
1

S.Fl MERISTEME MEDULLAIRE
PP
V
V
V
M
G
G
2

PLANCHE XXVI

Stade floral. Méristème médullaire

Fig. 1.– Portion de cellules en voie de différenciation, situées plus profondément que celles qui sont représentées sur la Planche XXV. On remarque une très forte hydratation du vacuome, V. (X 20 000).

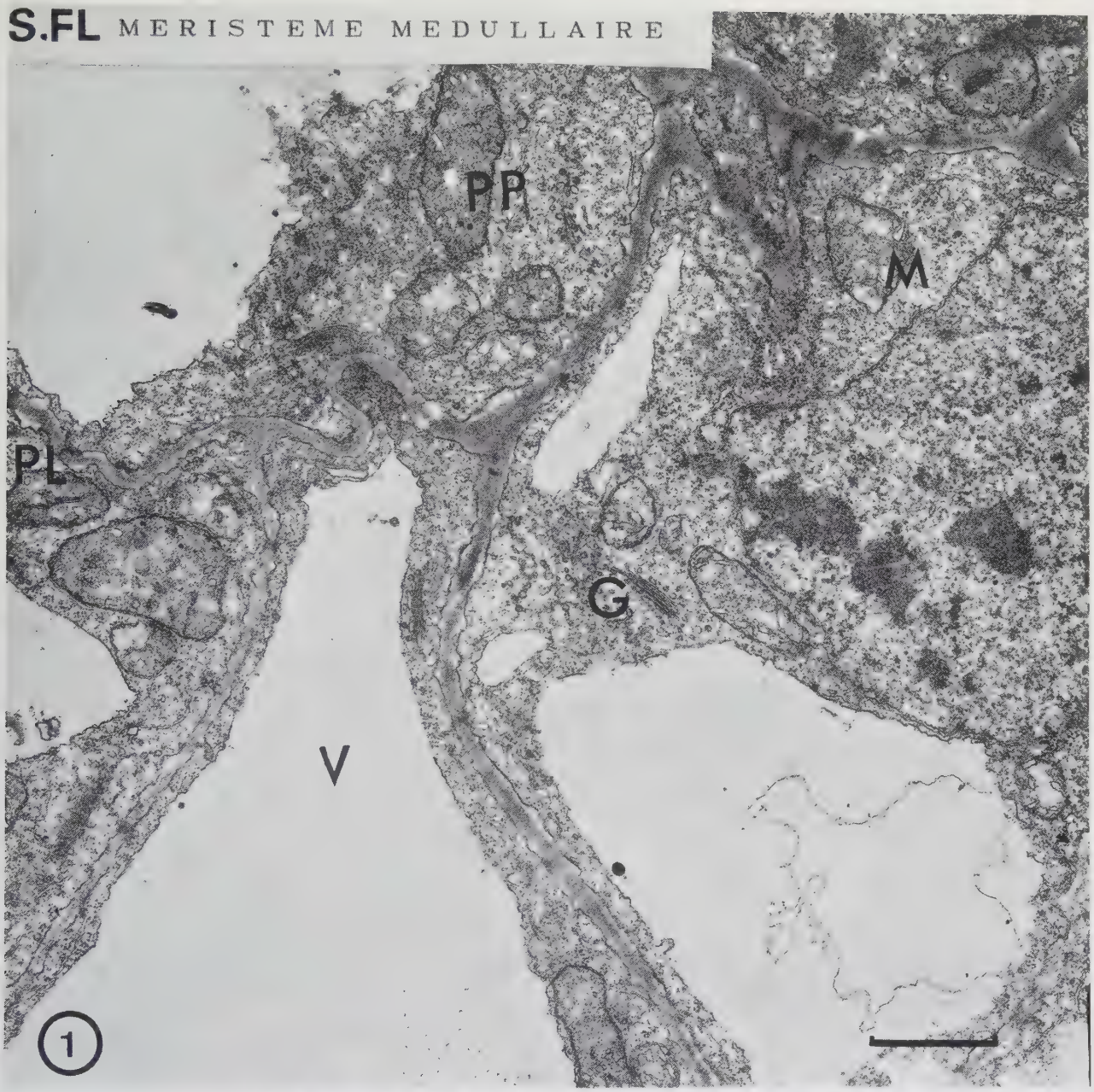
PP, Proplaste ; PL, plaste en voie de différenciation ; G, dictyosome ; M, mitochondrie.

Fig. 2.– Portion cytoplasmique. Hyaloplasme lâche et hétérogène ; le reticulum endoplasmique présente des portions granulaires (double flèche) et des portions agranulaires (flèche simple) (X 48 000).

PL, Plastes en voie de différenciation ; RI, ribosomes libres ; P. RI, polysomes.

PLANCHE XXVI

S.FL MERISTEME MEDULLAIRE



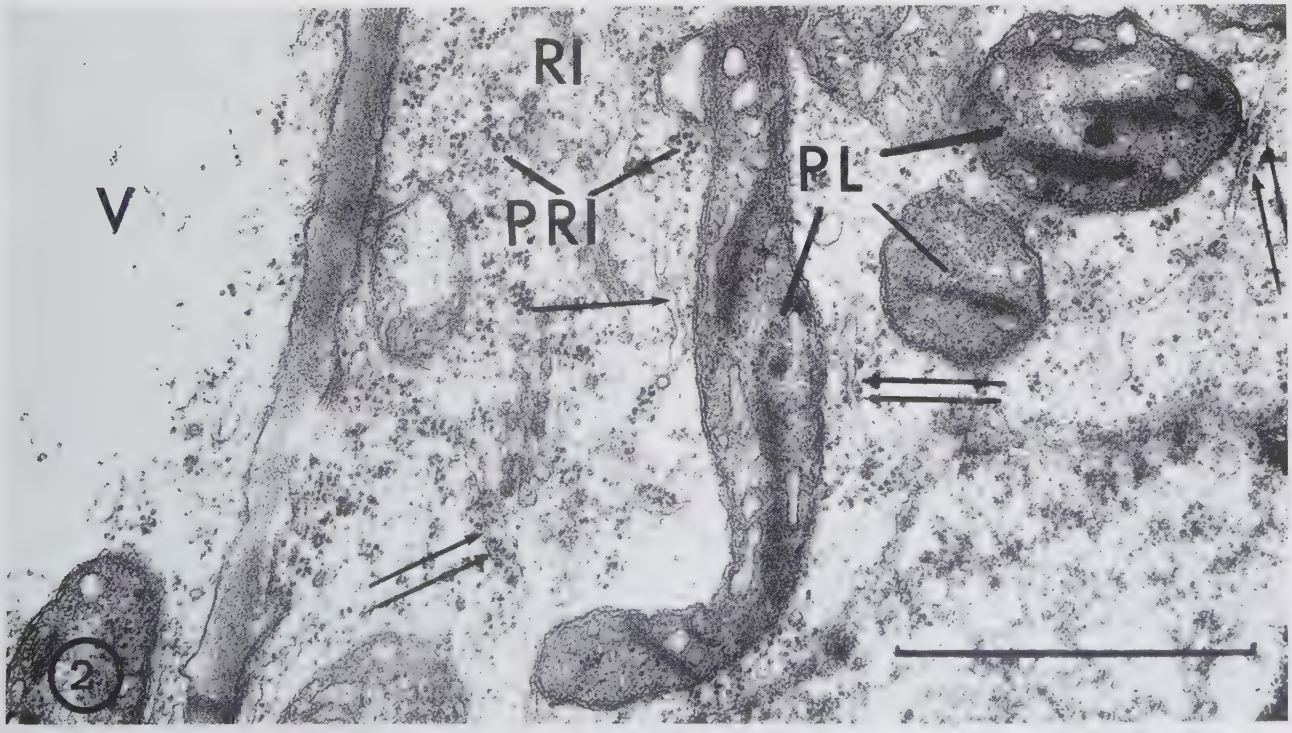


PLANCHE XXVII

Ultrastructure nucléolaire

f, constituant fibrillaire ; g, constituant granulaire ; m, matrix amorphe.

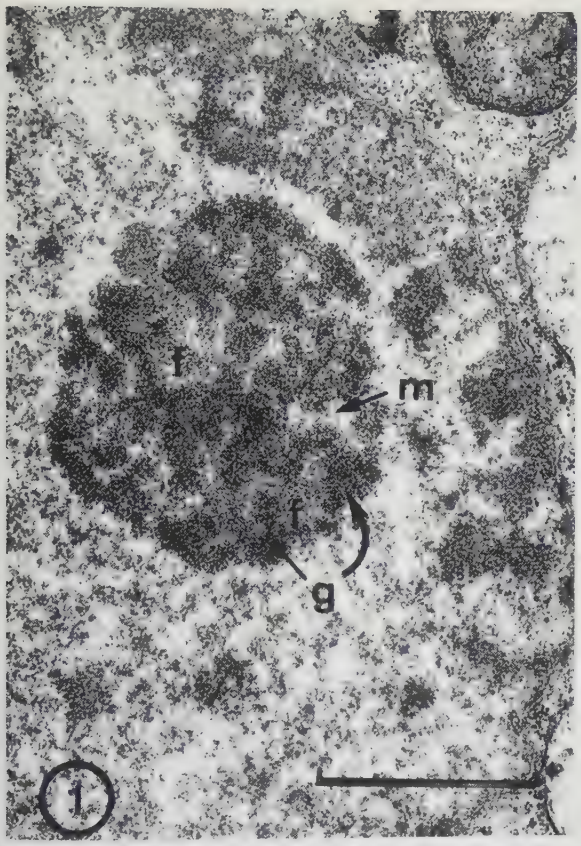
Fig. 1.– Nucléole d'un noyau quiescent. Stade végétatif. Corpus (X 30 000).

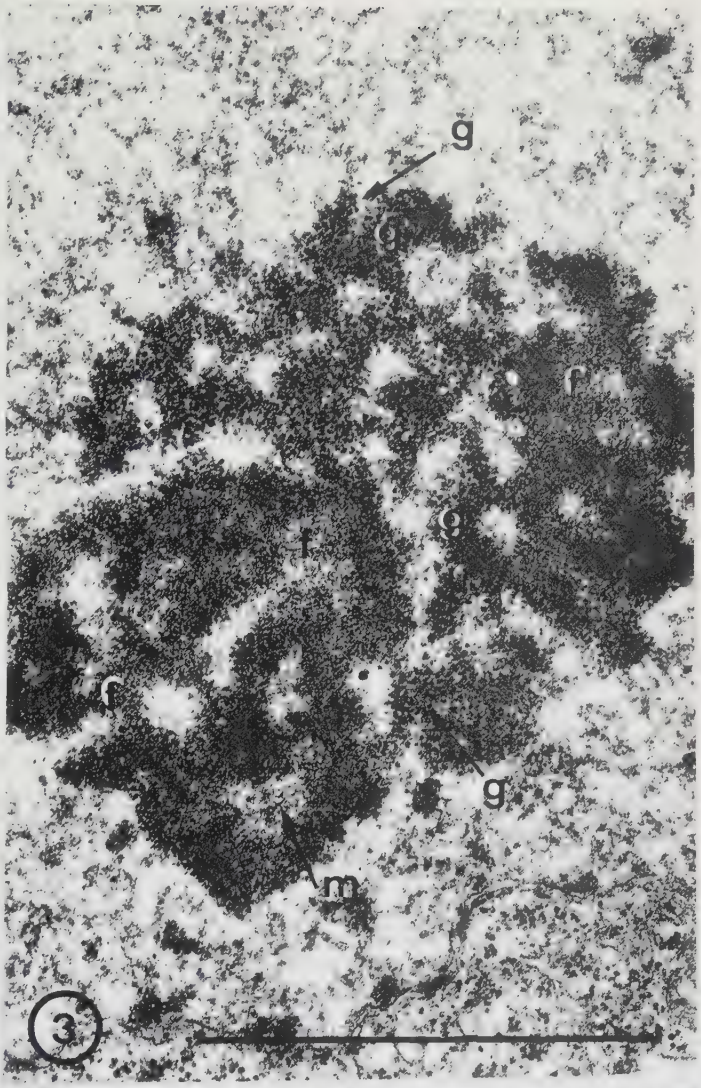
Fig. 2.– Nucléole d'un noyau en préprophase. Stade d'initiation des pièces de transition. Tunica flanc. Noter l'existence de contacts étroits entre fibrilles nucléolaires, f, et chromatine chromosomique, CH, au niveau de l'ouverture d'une lacune nucléolaire (X 50 000).

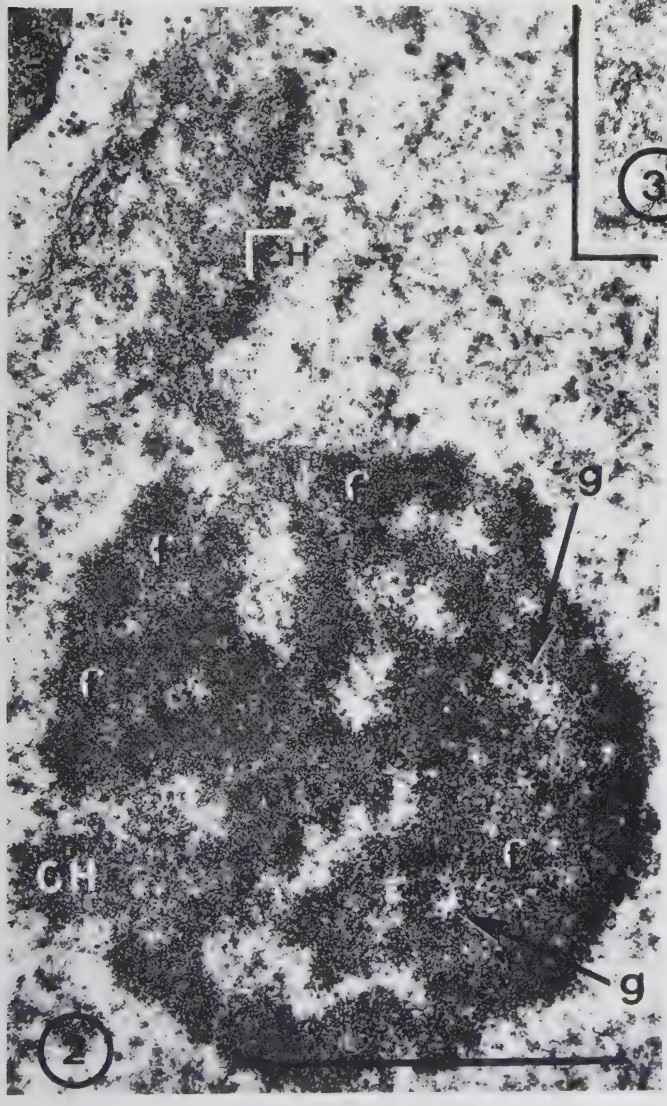
Fig. 3.– Nucléole d'un noyau quiescent. Stade floral. Corpus axe. (X 60 000).

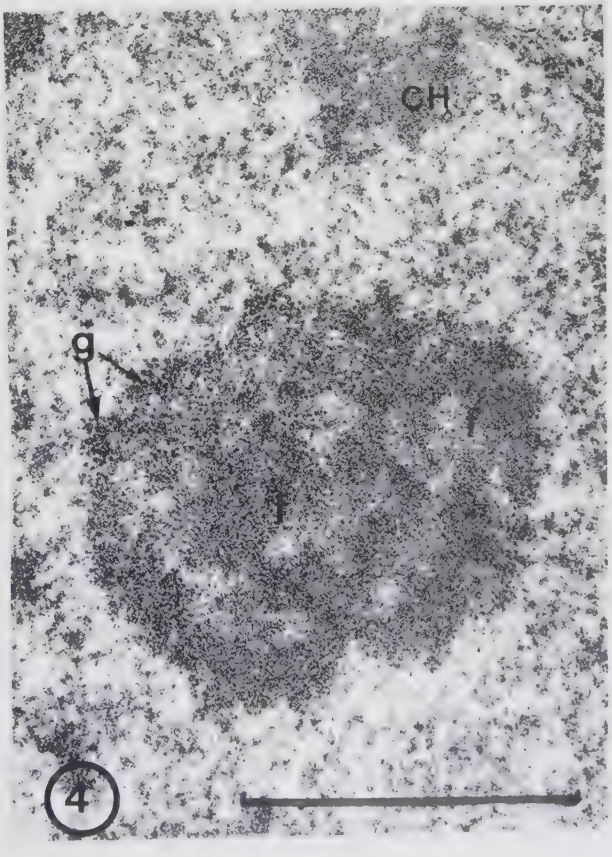
Fig. 4.– Nucléole d'un noyau en préprophase. Stade végétatif. Corpus (X 45 000).

PLANCHE XXVII









CINQUIEME PARTIE

ANALYSE DES RESULTATS

Nous passerons en revue les principaux faits d'observation et d'expérience que nous avons accumulés, nous les comparerons à ceux de nos devanciers et nous essaierons de dégager les résultats généraux concernant la morphogénèse végétale auxquels nos recherches ont permis d'aboutir.

1. DEVELOPPEMENT VEGETATIF ET REPRODUCTEUR

Nous avons observé l'évolution ontogénique du méristème apical et des méristèmes latéraux de l'Impatiens Balsamina, cultivar "Buisson fleuri Etna", développé en conditions naturelles et nous avons établi avec précision la période d'initiation des ébauches végétatives et sexuelles.

A / Méristèmes apical et axillaires

a) Phase végétative

Le méristème apical des Balsaminacées a déjà fait l'objet de recherches notamment chez l'Impatiens Roylei chez laquelle LOISEAU (158) a décrit, en période de végétation, une structure et un fonctionnement de type classique. Chez cette espèce, au moment de la formation des inflorescences (juin), le volume du point végétatif se réduit et la zone apicale devient active, perdant peu à peu son individualité : l'anneau initial ne se régénère plus par des mitoses de flanc mais emprunte son matériel cellulaire à la zone centrale qui donne naissance aux feuilles ; il ne peut donc, de ce fait, se former d'inflorescence terminale ; la fin de la végétation (juillet, août) est due à l'épuisement du matériel apical qui, entamé par les primordiums foliaires et inflorescentiels, se réduit de plus en plus tandis que s'allonge le plastochrone et se produit la différenciation des cellules vers un type parenchymateux. Bien que l'évolution ontogénique de l'Impatiens Balsamina n'ait pas été suivie, LOISEAU (158), intéressé par la phyllotaxie de cette espèce, conclut : "l'Impatiens Balsamina présente une grande analogie avec l'Impatiens roylei" ... "Les inflorescences apparaissent très tôt, mais leur formation n'affecte pas le fonctionnement de l'anneau qui se régénère normalement. Le sommet âgé devient bombé et se réduit ; il se comporte vraisemblablement comme celui de l'Impatiens roylei en fin de végétation".

Chez le cultivar «Buisson fleuri», notre étude ontogénique met en évidence d'importantes différences dues essentiellement au mode de croissance déterminé de l'axe principal. Après une phase de germination où le méristème gemmulaire est encore cytohistologiquement homogène, s'établit sur les flancs méristématiques, avant le premier plastochrone extraséminal, une couronne phyllogène active ; la zonation cytohistologique ainsi apparue persiste durant la période végétative et se poursuit pendant la phase reproductrice qui fait suite à une période de transition très discrète, marquée par une légère activation méristématique qui ne peut être mise en évidence que par les seules recherches ultrastructurales (SIMON et ROUGIER, 224) sur lesquelles nous reviendrons. Durant la période de transition sont initiées les pièces de morphologie intermédiaire entre feuilles de feuillage et pièces périanthaires de la fleur terminale ; cette phase, qui représente le terme ultime de l'ac-

quisition progressive de la maturité de floraison, est comparable à celle qui a été décrite par A. LANCE (145) chez l'Aster sinensis et le Scabiosa ukranica.

En conditions de culture naturelles ou dyspériodiques, la génèse des bourgeons latéraux s'effectue en séquence acropète, successivement, à l'aisselle des jeunes primordiums foliaires de rang n-4 ou n-3 * ; leur initiation s'opère par dédifférenciation et cloisonnement péricline de cellules localisées dans les 2ème et 3ème assises sous l'épiderme. L'évolution ultérieure de la structure du méristème apical et des primordiums axillaires a été observée, en rapport avec la maturité de floraison et après induction florale photopériodique.

b) Phase florale

Le méristème apical demeurant zoné s'élargit et devient progressivement plat aboutissant à une structure dont le fonctionnement typiquement floral se produit par émergence simultanée des organes.

Après une phase d'accroissement en volume, les méristèmes axillaires de rang n-3 à n-5, juvéniles, constituant des îlots cellulaires homogènes s'engagent dans une organogénèse florale marquée par la différenciation précoce d'une zone apicale axiale et l'activation de centres organogènes subapicaux ; ces derniers édifient tous les types de primordiums floraux (sépales, pétales, étamines, carpelles) par le jeu de mitoses périclines de la 3ème assise cellulaire (1ère assise du corpus) ; *la zonation cytohistologique qui persiste durant toute l'ontogénèse florale s'atténue après initiation des primordiums carpellaires ; en effet, la zone axiale (méristème d'attente et méristème médullaire) devient tardivement organogène et édifie la colonne placentaire du gynécée.*

Les méristèmes axillaires correspondant aux feuilles sous-jacentes (rang n-5 ou n-6), zonés ou en voie de zonation, subissent une déviation de leur potentialité organogène végétative et s'engagent dans une organogénèse de type inflorescentiel ; il semble donc, à la lumière de nos résultats, que cette dernière soit déterminée par une induction florale opérant sur un jeune méristème, déjà structuré de façon végétative, ou sur un méristème en voie d'évolution vers ce type structural.

Les méristèmes axillaires végétatifs situés à la base de la tige, latents, gonflés, ayant déjà initié un ou deux primordiums foliaires, ne subissent pas de déviation immédiate de leur organogénèse.

Comme nous l'avons établi (Tableau I, p. 51), la fleur terminale manifeste, lorsqu'elle apparaît, une légère avance sur les fleurs latérales sous-jacentes, notamment en ce qui concerne la période d'initiation des pièces périanthaires et du 1er cycle d'étamines ; la période d'initiation des pièces carpellaires se déroule de façon à peu près simultanée dans les 3 types méristématiques floraux. Le long de l'axe principal, l'anthèse s'effectue en séquence basipète et apparaît donc, comme chez de nombreuses espèces (SELL, 220), descendante sur l'axe principal.

---

* n, représente le nombre total de feuilles émises par l'apex.

B / Inflorescence

Les Morphologistes admettent que le système inflorescentiel des Balsaminacées est axillaire ; EICHLER (94) distingue, à l'aisselle des feuilles de l'Impatiens Balsamina, 3 systèmes d'axes plus ou moins développés constituant un ensemble botrytique ; selon EMBERGER (96), les fleurs sont axillaires, solitaires ou en grappes. A la suite de ses recherches sur la phyllotaxie, LOISEAU (158) range les Balsamines parmi les plantes dépourvues d'inflorescence terminale et, par conséquent, dépourvues de méristème inflorescentiel terminal, ce qui conduit certains auteurs * à les assimiler à des tiges florifères homologues des "blühenden Sprosse" de GOEBEL (108) ou des "monopodes florifères" de MARESQUELLE (161, 162).

Nous ferons remarquer que le cultivar "Buisson fleuri", caractérisé par un mode particulier de croissance et de floraison, différent du type normal (chez lequel la pousse est indéfinie), porte des fleurs latérales et une fleur terminale dont l'édification épuise le méristème terminal. On peut admettre que ce cultivar est construit selon un schéma morphologique de type inflorescentiel racémeux, déterminé, où les bractées sont représentées par des feuilles normales.

L'ontogénie permet-elle d'apporter, dans ce cas particulier, des arguments en faveur de l'interprétation "pousse florifère" ou "grappe" ?

Lorsque les critères morphologiques sont insuffisants, le système inflorescentiel botrytique peut être défini, ontogénétiquement, par le mode d'initiation acropète des bourgeons latéraux sous un même méristème terminal ; MARESQUELLE (162) a insisté sur le mode de développement centripète d'un tel type inflorescentiel.

La transformation d'un méristème végétatif en méristème reproducteur, l'édification d'une inflorescence terminale (grappe, épi, capitule, etc ...) ont fait l'objet de nombreuses recherches ; sans entrer dans le détail, nous rappellerons les mises au point de nombreux auteurs (A. NOUGARÈDE, 178; J. DIOMAIUTO-BONNAND et ses collaborateurs, 87; VESCOVI, 240 ...) et nous analyserons les travaux qui se rapprochent de nos recherches personnelles.

A la suite des observations de HADJ-MOUSTAPHA (119) chez Cleome et de A. LANCE et RONDET (151) chez Beta, PLANTEFOL (194) a montré que des grappes typiques peuvent être édifiées par des mécanismes différents : le Cleome construit sa tige et son inflorescence terminale par le jeu d'un anneau initial subapical, tandis que, seule, la région apicale axiale (méristème d'attente) est impliquée dans l'édification de la grappe chez Beta. D'autres recherches ont montré, par la suite, que les grappes terminales peuvent être édifiées par le jeu d'un anneau organogène (anneau inflorescentiel) qui conserve son fonctionnement plastochronique lors du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur ; les primordiums bractéaux sont alors initiés comme les feuilles de la tige. C'est le cas de certaines Crucifères, Sinapis alba (BERNIER, 17, 19), Alyssum maritimum (LANCE-NOUGARÈDE, 148) et de plantes appartenant à d'autres groupes végé-

* PLANTEFOL L., entretiens particuliers.

taux, Oenothera biennis (BERSILLON, 23), Reseda lutea (BERSILLON, 24), Geum urbanum et Poterium sanguisorba (PHELOUZAT, 189, 190). Chez l'Agrimonia (PHELOUZAT, 188, 190), le fonctionnement plastochronique de l'anneau initial persiste mais s'accompagne d'une disparition de la zonation cytohistologique lors du passage à la phase reproductrice ; il en est de même chez le Nicotiana Tabacum mais la zonation méristématique réapparaît dans la 2ème moitié de la phase inflorescentielle (J. DIOMAIUTO-BONNAND, 32, 83).

L'étude des plantes à fleurs axillaires (monopodes florifères) telles que le Capparis spinosa (HADJ-MOUSTAPHA, 120), le Michelia fuscata (TUCKER, 236), indique un fonctionnement méristématique plastochronique, subapical, identique en phase végétative et reproductrice ; chez le Tropaeolum majus (A. NOUGARÈDE, 178) le fonctionnement plastochronique demeure lors du passage à la phase reproductrice mais la régénération cellulaire semble localisée à toutes les zones de l'apex. Etudiant comparativement les cas du Spartium junceum, plante à grappe terminale et du Lathyrus aphaca (monopode florifère), VESCOVI (240) n'a pu mettre en évidence la moindre différence fonctionnelle entre les 2 types méristématiques ; cet auteur pense "qu'il n'y a pas de différences essentielles entre le monopode florifère et la grappe simple à fonctionnement plastochronique ; qu'elle soit définie ou indéfinie" ... "En fait, les grappes ne diffèrent des monopodes florifères que par la diminution de taille des organes axillants (bractées au lieu de feuilles) et par la réduction des entrenœuds" ; de telles observations corroborent les vues de MARESQUELLE (161, 162) qui rapproche le monopode florifère et la grappe simple.

Selon TROLL (233, 235), il n'existe pas de limite nette entre les tiges florifères et les inflorescences. Une série de formes intermédiaires permet de passer d'un type à l'autre ; une différence de taille des organes axillants assure le passage progressif entre ce que TROLL a nommé les "bracteose Infloreszenzen" (inflorescences bractéales) et les "frondose Infloreszenzen" (inflorescences frondescentes) : les premières comportant des bractées réduites, les autres des bractées de morphologie et de taille identiques à celles des feuilles de l'appareil végétatif parvenu à l'état adulte. Une telle gradation de formes s'observe notamment chez Veronica, Lamium et diverses Lobéliacées. Les "blühende Sprosse" (tiges florifères) de GOEBEL (108) sont par conséquent homologues des "frondose Infloreszenzen" de TROLL.

Considérant les résultats de nos études morphologiques et ontogéniques et adoptant les vues des précédents auteurs, nous admettrons que l'appareil reproducteur de l'Impatiens Balsamina, cultivar «Buisson fleuri» dont le méristème conserve une zonation cytohistologique identique à celle de la phase végétative, peut être indifféremment rattaché, soit au monopode florifère (nous verrons ultérieurement que la fleur terminale représente une condensation anormale, tératologique, de l'extrémité distale de l'axe florifère), soit à la catégorie des grappes "frondescentes" (frondose Traube) dont le méristème ne perd que partiellement ses potentialités végétatives.

C / Morphogénèse florale

Depuis les travaux de GREGOIRE (111) reconnaissant l'autonomie de l'appareil végétatif et de l'appareil floral, de nombreuses recherches ontogéniques et histologiques ont été effectuées afin d'élucider les rapports qui existent entre les structures méristématiques végétative et reproductrice.

Les mises au point de A. LANCE-NOUGARÈDE (145, 178) et GUÉDÈS (115) montrent deux tendances actuellement en présence.

a) Les chercheurs anglo-saxons (SATINA et BLAKESLEE, 243 ; RAUH et REZNIK, 200 ; BROOKS, 36) ont mis en évidence une dissemblance ontogénique entre stades végétatif et floral ; les chercheurs de l'école française (poursuivant les travaux de PLANTEFOL) (BUVAT, 45 ; A. LANCE, 145, 148, 151, 152 ; BERSILLON, 22 ; PHELOUZAT, 188) ont montré que le méristème reproducteur de diverses Dicotylédones dériverait du méristème végétatif par une série de transformations très profondes (reprise d'activité, intense prolifération de la région apicale axiale) aboutissant à la production des organes floraux. D'autres auteurs ont également admis ce point de vue (BERNIER, 17, 19, 20 ; GIFFORD, 105) avec toutefois certaines réserves. Par des méthodes cytophotométriques, BERNIER (21) a récemment montré que l'action d'une photopériode inductrice provoque chez le Sinapis alba une augmentation préférentielle du contenu en ARN et protéines totales des zones périphériques d'où une accentuation de la zonation méristématique de type végétatif. A. NOUGARÈDE (178) reconnaît aussi que, dans le cas d'inflorescences ou de fleurs dont le développement est progressif, se maintient une zonation "ressemblant à celle du méristème végétatif" ; cet auteur écrit : "s'il existe des processus généraux de fonctionnement de ces méristèmes, c'est en tenant compte de toutes les "variantes" que l'on risque de les dévoiler. Au contraire, considérer les variantes comme des contradictions serait confondre des caractères spécifiques avec des caractères ressortissant de la biologie générale". Bien qu'ayant mis en évidence une dissemblance morphologique entre les stades végétatif et reproducteur, PHILIPSON (191) avait déjà insisté sur l'inopportunité de considérer l'organisation des méristèmes apicaux comme essentiellement différente dans les états végétatifs et reproducteurs.

b) Des chercheurs isolés (NEWMANN, 175 ; REEVE, 201 ; BOKE, 31 ; ROHWEDER, 204 ; TUCKER, 236 ; BHAR et RADFORTH, 27) ont montré, sur des exemples précis, que les apex sont histologiquement et fonctionnellement identiques en période végétative et florale, l'initiation des organes végétatifs et reproducteurs s'effectuant de façon similaire à partir des territoires organogènes latéraux du méristème de flanc.

Nos observations montrent que la Balsamine présente une structure méristématique analogue durant toute l'ontogénèse végétative et reproductrice. Cependant, il convient de souligner qu'une dédifférenciation très nette de la région méristématique apicale axiale se produit tardivement, précédant l'édification de la colonne placentaire du gynécée ; celle-ci termine l'évolution méristématique florale et constitue une particularité histologique, intéressante qui montre l'importance d'une étude ontogénique florale complète, incluant la période d'initiation des pièces du gynécée. Nous reviendrons plus loin sur ce sujet montrant que des informations précieuses concernant l'origine et la nature du gynécée peuvent être obtenues par cette méthode.

2 . EVOLUTION ULTRASTRUCTURALE DU MERISTEME APICAL ET PROCESSUS GENERAUX DE L'ACTIVATION CELLULAIRE PRECEDANT LE VIRAGE FLORAL

A / Ultrastructure du méristème apical de l'Impatiens Balsamina, cultivar «Buisson fleuri»

Le méristème apical semble atteindre l'état floral sans remaniement structural profond ; nos recherches effectuées en microscopie électronique apportent quelques précisions supplémentaires à celles qui ont été fournies par l'observation en microscopie photonique.

Les caractéristiques ultrastructurales observées en période végétative, dans les divers territoires méristématiques, persistent lors de l'initiation florale ; dans les régions latérales, elles sont accompagnées d'un accroissement progressif de la basophilie cytoplasmique et de la taille nucléolaire (déjà observés en microscopie optique) ainsi que du nombre des mitochondries ; la zone apicale axiale dont les cellules demeurent fortement vacuolisées, présente également une légère augmentation de la densité des organites cellulaires.

Nous comparerons ces résultats à ceux qui ont été décrits par d'autres auteurs au sujet de la mise à fleur de diverses plantes.

B / Processus généraux de l'activation cellulaire

De nombreuses recherches ont suivi les premières observations cytohistologiques de BUVAT (45) concernant le méristème apical de diverses Dicotylédones et les phénomènes d'activation cellulaire qui, selon cet auteur, se produisent dans la région méristématique axiale, lors de la mise à fleur. Nous avons déjà cité à plusieurs reprises les travaux de A. LANCE-NOUGARÈDE (145, 148, 151, 152, 178) qui a montré, chez des plantes sensibles à la photopériode, qu'"une phase de transition" marquée par une recrudescence de l'activité apicale axiale précède une "étape préflorale" durant laquelle les cellules présentent une teneur élevée et uniforme en ARN cytoplasmique et nucléolaire et une répartition mitotique croissante et homogène dans toute l'aire méristématique ; "l'étape florale" suivante, caractérisée par l'extrusion des protubérances florales, ne paraît être qu'une "conséquence du déroulement de la phase préflorale et de la construction du réceptacle". Chez d'autres plantes également sensibles à la photopériode, GIFFORD (105) a fait remarquer que la photoinduction est suivie d'un accroissement de l'index mitotique et des synthèses en ARN et d'une augmentation de la teneur en protéines basiques cytoplasmiques. Plus récemment, chez une plante non sensible à la photopériode, le Datura stramonium, CORSON (66) a observé un accroissement spécifique de l'index mitotique des régions centrales du méristème entrant en phase reproductrice.

Des études employant les techniques d'histoautoradiographie permettent une localisation méristématique précise des synthèses d'acides nucléiques et fournissent la vérification des résultats antérieurement obtenus par la cytohistologie. Dans les méristèmes végétatifs du Lupinus albus et du Teucrium scorodonia, l'incorporation d'adénine tritiée permet la localisation des synthèses d'acides nucléiques dans les noyaux et le cytoplasme des cellules de flanc (A. LANCE, 149) ;

chez le Perilla nankinensis (A. LANCE-NOUGARÈDE et BRONCHART, 150), Arabidopsis Thaliana (C. BESNARD-WIBAUT, 25) et l'Anagallis arvensis (J. TAILLANDIER, 227), l'incorporation de traceurs permet de mettre en évidence une abondante synthèse d'ADN dans les cellules de flanc du méristème en période végétative et une augmentation significative des synthèses d'ADN et d'ARN dans les cellules de la zone apicale axiale, lors du passage à la phase préflorale. La technique histoautoradiographique après incorporation de thymidine ^{3}H et les résultats numériques de relevés mitotiques ont montré que le comportement méristématique du Coleus blumei (SAINT-CÔME, 209) ne diffère pas des cas ci-dessus : durant la phase intermédiaire, le nombre des mitoses et des noyaux marqués qui opposaient les zones axiale et latérales de façon significative, augmente légèrement dans la zone apicale axiale et ne diffère plus durant la phase reproductrice : les synthèses d'ADN, devenues maximales, demeurent homogènes dans tout l'apex. Chez le Sinapis alba, plante de jour long, BRONCHART, BERNIER et ses collaborateurs (35) ont noté, 18 heures après le début de la photopériode inductrice, une distribution générale du traceur (Uridine ^{3}H) dans toutes les cellules méristématiques ; la synthèse d'ARN est cependant plus importante dans les cellules de la zone périphérique : "The cells in the peripheral zone had now a slighty more active RNA synthesis than the cells in the central zone" ; ces résultats ont, par la suite, été confirmés par des études spectrophotométriques (JACQMARD, 134).

Les premières descriptions ultrastructurales de méristèmes caulinaires ont été effectuées par BUVAT (46) chez l'Elodea canadensis et A. LANCE (146, 147) chez le Chrysanthemum segetum. GIFFORD et STEWART (106) ont décrit les caractéristiques ultrastructurales de quelques organelles cytoplasmiques chez diverses plantes (Chenopodium album, Nicotiana rustica, Bryophyllum daigremontianum et Kalanchoe blossfeldiana) ; ces auteurs ont signalé, après induction photopériodique de la floraison, une modification de la distribution ergastoplasmique débutant 3 heures après la fin du premier cycle inducteur, une modification de la morphologie des plastes qui, devenus lobés, en voie de division, sont vus communément d'abord sur les flancs de l'apex, puis sur toute la surface apicale, une augmentation du nombre des dictyosomes, probablement en rapport avec une activation mitotique à l'origine de la formation de nouvelles parois cellulaires.

Les techniques d'histoautoradiographie, en microscopie électronique, corroborent les résultats déjà acquis par cette technique en microscopie photonique : chez le Perilla nankinensis, A. LANCE-NOUGARÈDE et BRONCHARD (150) ont montré qu'en phase préflorale le nombre des noyaux augmente dans les zones périphériques et centrales, et qu'il y a duplication de l'ADN ; les relevés numériques de ribosomes par unité de surface du hyaloplasme indiquent, par ailleurs, un accroissement notable de la densité ribosomale qui accentue le caractère dédifférencié de toutes les cellules du méristème.

Nos résultats doivent être comparés à ceux que BERNIER et ses collaborateurs (21) ont obtenus chez le Sinapis alba au moyen de méthodes histoautoradiographiques et cytophotométriques : chez cette espèce, en réponse au stimulus floral se produit une accentuation de la zonation méristématique par augmentation des synthèses (ARN et protéines totales) et de la densité ribosomale des zones périphériques. En outre, HAVELANGE (125, 126) a montré que,

sous l'influence du jour long photoinducteur, se produisaient une augmentation du nombre des mitochondries et une fragmentation du système vacuolaire des cellules méristématiques.

Chez l'Impatiens Balsamina, cultivar «Buisson fleuri», les phénomènes d'activation cellulaire, liés à une induction florale, semblent donc localisés essentiellement, comme dans le cas du Sinapis alba, aux flancs méristématiques ; cette analogie ultrastructurale est intéressante à considérer connaissant la facilité de réversion de l'état reproducteur à l'état végétatif manifestée par ces plantes dont les zones organogènes participent à la morphogénèse aussi bien végétative que reproductrice.

Nos investigations ultrastructurales sont préliminaires. Il conviendra de reprendre l'étude de la densité des organites cellulaires et de la densité ribosomale à divers stades du développement végétatif et floral et notamment lors de la période d'activation qui précède l'édification de la colonne placentaire du gynécée.

3 . LE GYNECEE

A / Théoriesconcernant la nature du gynécée

a) Théorie appendiculaire

Enoncée par GOETHE (110) au XVIIIème siècle, elle fut ensuite reprise et développée par de nombreux auteurs ; nous ne citerons que les plus connus : DE CANDOLLE (81), VAN TIEGHEM (237) puis, plus récemment, E. SAUNDERS (214), EAMES (92), TROLL (232), PURI (198). Selon ces auteurs, le carpelle, comme les autres organes floraux, serait homologue d'un organe foliaire, d'un phyllome.

b) Théorie mixte

L'origine purement foliaire du gynécée a été mise en doute par SAINT-HILAIRE (210, 211), à la suite de ses observations sur les Primulacées, Santalacées, Myrsinacées ; remarquant, chez ces plantes dont l'ovaire est uniloculaire, une colonne centrale libre, porteuse d'ovules, cet auteur envisage le placenta comme une prolongation de l'axe floral ; il essaie d'étendre cette interprétation à tous les types de gynécées, considérant que dans un carpelle simple il existe deux parties distinctes, l'axe et l'appendice. Par la suite, les études organogéniques portant sur de nombreuses Primulacées ont conduit DUCHARTRE (88) à admettre, non seulement la nature axiale du placenta, mais aussi l'indépendance de son développement et de celui de la paroi (seule portion appendiculaire). SCHLEIDEN (217), PAYER (184), poursuivant de vastes recherches sur l'organogénèse chez les Angiospermes, puis SACHS (208) adoptent les vues de DUCHARTRE. Bien que partisans de la théorie appendiculaire du carpelle, WARMING (249), CELAKOWSKY (48), VELENOVSKY (239), GOEBEL (109) reconnaissent cependant que l'axe floral participe, directement dans certains cas, à l'édification du gynécée. Selon VIDAL (241), fervent défenseur de la théorie axiale, l'axe contribue à la formation du gynécée chez presque toutes les Dicotylédones Gamopétales. Etudiant des fleurs

de Phytolaccacées, SCHAEPPI (216) constate que les ovules sont portés par les carpelles unis à l'axe floral ; plus récemment, THOMSON (230) et MOELIONO (167), s'appuyant sur des considérations anatomiques et histogénétiques, démontrent la présence de tissus d'origine caulinaire dans le placenta des Caryophyllacées.

La théorie développée par ces auteurs implique donc une origine double du gynécée comme l'avait entrevue VUILLEMIN (242) ; en effet, cet auteur admettait qu'il existe, dans le gynécée, une portion stérile, phylloïde, fournissant la paroi ovarienne et le style et une portion frondoïde qui peut se dichotomiser fournissant, outre le placenta, le stigmate, les funicules, le raphé et les téguments ovulaires. L'opinion de COULTER et CHAMBERLAIN (67) semble plus nuancée, les carpelles participant ou non à la production ovulaire, "although the carpels are concerned in forming all or a part of the encasement of the ovules, they do not always produce them" ; en opposition aux ovules d'origine foliaire, portés par les marges carpellaires, des ovules "caulinaires" existent chez certaines familles (Juglandacées, Polygonacées, Amaranthacées, Naïadacées, Pipéracées) et se développent en position terminale ou latérale selon le mode d'accroissement de l'axe floral qui les porte.

c) Théorie acarpique

Selon GREGOIRE (111), il n'existe aucun rapport entre méristème caulinaire et méristème floral ; ce dernier étant une production autonome néoformée, les carpelles doivent être considérés comme des organes sui generis. Les idées de cet auteur ainsi que celles de THOMPSON MC LEAN (228) ne seront pas examinées ici , OZENDA (182) a déjà soulevé de sérieuses objections contre elles.

B / Valeur morphologique du gynécée

Nos observations histologiques et anatomiques montrent que le gynécée de la Balsamine est composé d'une partie stérile abaxiale constituée par 5 phyllomes unis congénitalement et d'une colonne axiale porteuse d'ovules. La course des faisceaux conducteurs que nous avons suivie montre qu'il s'établit précocement, dès la base du gynécée, après émission des faisceaux carpellaires dorsaux et latéraux, une stèle vasculaire axiale, de type rigoureusement caulinaire. Cette stèle, parcourant toute la longueur de la colonne placentaire, présente, en rapport avec le nombre d'ovules contenus dans la cavité ovarienne, une variabilité du nombre et de la distribution des faisceaux régulièrement émis vers les funicules ; elle s'appauvrit ainsi de la base vers le sommet de la colonne placentaire et disparaît après l'émission des ovules distaux. Nos recherches confirment donc les vues de PAYER (185) et infirment les théories, strictement appendiculaires, proposées successivement par VAN TIEGHEM (237) et E. SAUNDERS (215).

Notre étude ontogénique nous a permis de préciser l'origine des diverses parties du gynécée. Les carpelles sont initiés dans la région méristématique subapicale de la même façon que les primordiums foliaires ; TROLL (232), NEWMANN (175) et SPROTTE (226) ont déjà insisté sur le fait que la génèse du carpelle au sommet de l'axe floral ne diffère pas de celle des organes foliaires à partir du méristème caulinaire, les primordiums carpellaires se formant comme les ébauches foliaires par division péricline de cellules méristématiques sous-épidermiques. La colonne placentaire porteuse d'ovules est issue de l'activation de la région axiale du méristème floral (méristème d'attente et méristème médullaire) et constitue par conséquent le prolongement direct de l'axe floral ; la génèse et la croissance de la

colonne placentaire et des carpelles s'effectue indépendamment dans les premiers stades du développement ; les septums ovariens s'individualisent progressivement à la manière d'excroissances entre la portion adaxiale des carpelles et la périphérie de la colonne placentaire. D'autres recherches devront être entreprises pour préciser la génèse de ces excroissances ; rappelons à ce propos les observations rapportées par PURI (198) chez l'Astragalus où la loge ovarienne se cloisonne longitudinalement par formation d'excroissances provenant de la paroi ovarienne ou du placenta. Chez la Balsamine, les septums interloculaires minces, membraneux, soumis à une lyse plus ou moins complète au cours de la maturation du gynécée, sont rudimentaires.

Nos observations concernant les phénomènes tératologiques apportent encore d'autres arguments en faveur de la nature mixte du gynécée. Les proliférations endocarpiques, florales, inflorescentielles ou végétatives, spontanément apparues ou expérimentalement provoquées, montrent bien la nature axiale ou caulinaire du placenta : celui-ci, dont la croissance est normalement limitée, qui s'épuise après avoir produit les ovules, peut reprendre une activité dans la zone apicale, sous l'action de facteurs externes (lumière) ; en jour court, au sommet de la colonne axiale, on observe la présence de phyllomes carpelloïdes, de surfleurs ou de bourgeons floraux, manifestations d'une perte de sexualisation et d'un retour vers une tendance végétative ; en jour long ou continu, on observe la présence d'une prolifération purement végétative. La nature stérile du carpelle et son rôle strictement protecteur sont bien mis en évidence lorsqu'un ou plusieurs carpelles (un phyllome ou plusieurs phyllomes constituants de la paroi du gynécée) sont remplacés par des étamines ou des feuilles, il n'y a alors aucune modification de la vascularisation de la colonne placentaire ni de la placentation.

Adoptant la terminologie de TROLL (234), nous pourrions être tentée de faire entrer le gynécée de la Balsamine dans la catégorie des gynécées coenocarpes-syncarpes (Type Lilium et Tulipa) caractérisés par une région ovarienne pluriloculaire et un mode de placentation axile ; mais ce caractère implique, selon TROLL, l'origine appendiculaire de la colonne placentaire constituée par l'ensemble des marges carpellaires fertiles, repliées et connées dans la région centrale du gynécée. Cette terminologie ne peut donc s'appliquer au cas particulier de la Balsamine, où la région ovarienne est pentaloculaire, mais où les ovules sont portés par une prolongation de l'axe floral ; ce mode de placentation semble voisin de celui qui a été décrit chez les Centrospermales ; THOMSON (230) a montré qu'il existe, à l'intérieur de la colonne placentaire des Caryophyllacées, un anneau de faisceaux vasculaires dont l'orientation est celle d'une stèle caulinaire ; les vues de cet auteur, en désaccord avec les recherches ultérieures de BOCQUET (30) chez le Melandrium et de M. ASTIÉ (5) chez le Saponaria officinalis, ont été récemment remises en question par MOELIONO (167) qui, à la suite de recherches anatomiques comparées chez de nombreux genres de Caryophyllales, admet l'origine axiale du placenta.

Le développement ontogénique du gynécée de la Balsamine ressemble à celui des Primulacées où PANKOW (183) et AYMARD (11) ont successivement montré l'indépendance du développement de la paroi et de la colonne placentaire ; PANKOW admet la nature axiale de la colonne placentaire, mais AYMARD, malgré des schémas ontogéniques suggestifs, n'ayant pas su dégager la notion de territoire méristématique organogène, aboutit à une conclusion ambiguë et assimile le placenta à

un organe hypothétique supplémentaire, ni appendiculaire, ni caulinaire, mais autonome.

Pour les Caryophyllacées (où l'on assiste à une disparition progressive des cloisons interovariennes) et les Primulacées (où la région ovarienne est uniloculaire), PURI (198) a proposé le terme de "free central placentation" (placentation centrale libre) mais cette terminologie ne peut être retenue pour le gynécée de la Balsamine où existent des septums ovariens ; nous proposons d'employer, pour ce cas précis, le terme de "placentation axiale" qui permet de caractériser sans ambiguité l'insertion d'ovules sur l'axe floral.

A propos des Primulacées, Caryophyllacées, Pipéracées, Polygonacées, ZIMMERMANN (253) utilise le terme "stachyospermie" (qui signifie étymologiquement "semences sur la tige"). EAMES (93) puis PARKIN (184) se sont violemment insurgés contre la distinction, établie par LAM (143) chez les Angiospermes, entre les Stachyosporées et les Phyllosporées, dont les sporanges sont respectivement portés par la tige et par la feuille ; nous pensons que ces termes peuvent être retenus en raison de leur valeur purement descriptive permettant de caractériser aisément, d'une part les gynécées d'origine appendiculaire dont la placentation est rigoureusement marginale et d'autre part, les gynécées mixtes dont la colonne de nature axiale porte les ovules.

Nous nous proposons d'étendre nos recherches concernant l'organisation du gynécée à d'autres membres de la famille des Balsaminacées ; il est important d'établir si le caractère "stachyosperme" existe chez d'autres espèces du genre Impatiens et si, éventuellement, il constitue un caractère de la famille.

4. PHOTOPERIODISME ET MORPHOGENESE FLORALE

Peu de travaux ont été consacrés à la connaissance des réactions photopériodiques de l'Impatiens Balsamina L.. Les premières recherches ont été effectuées chez le cultivar "white perfection" par AUSTIN en 1935 (10) ; cet auteur ayant montré que l'apparition de bourgeons floraux s'effectue indifféremment sous une photopériode de courte durée ou de longue durée (bien que plus tardivement dans ce dernier cas) avait conclu, à cette époque, que la Balsamine pourrait bien être d'un type intermédiaire entre les plantes de jour long et les plantes de jour court. Ultérieurement, NANDA et ses collaborateurs (172, 173, 174), G. DEBRAUX et L. SIMON (79) ont indépendamment précisé les réactions photopériodiques de cette plante qu'ils situent en réalité parmi les espèces de jour court : "l'Impatiens Balsamina n'est pas une plante de jour long comme on pourrait le supposer, la floraison ayant normalement lieu sous notre climat en juillet-août, période durant laquelle les jours sont encore longs ; c'est en réalité une plante qui exige en permanence une température élevée dont elle ne peut jouir, en pleine terre, en dehors de la saison estivale. Mais sa floraison induite par le jour court, se trouve retardée par le jour long et inhibée par le jour continu". (G. DEBRAUX et L. SIMON, 80).

Par rupture de la photopériode inductrice, nous avons provoqué, chez le cultivar "Buisson fleuri", divers cas de retour de l'état floral vers l'état végétatif qui mettent en évidence *le caractère progressif du phénomène de l'induction florale*

dont l'effet rémanent est de courte durée. En rapport avec le nombre d'eupériodes fournies à des plantes préalablement cultivées en dyspériode s'établit un spectre de formes constituant tous les termes de passage, entre rameaux normaux, rameaux de phyllotaxie modifiée, fleurs prolifères entièrement virescentes, fleurs virescentes à certains niveaux des cycles périanthaires ou reproducteurs, fleurs complètes dont certaines pièces présentent encore des caractères végétatifs, fleurs hermaphrodites, fleurs dont le gynécée contient des proliférations végétatives ou florales. Ces différentes morphoses représentent les étapes essentielles de la formation d'une fleur de Balsamine ; nous les examinerons successivement.

A / Etapes de la morphogénèse florale

A la suite d'une très courte photostimulation (2 ou 3 cycles photoinducteurs), insuffisante pour provoquer l'initiation d'une fleur complète, se produit *une multiplication des centres générateurs foliaires et une inhibition de croissance intercalaire de l'axe caulinaire* ; une photostimulation plus longue (4 à 6 cycles) déclenche le phénomène seulement amorcé dans les conditions précédentes : *des bourgeons feuillés contractés où l'on peut encore suivre le trajet des hélices foliaires* sont obtenus à l'extrémité distale de la tige et à l'aisselle des feuilles supérieures. De semblables morphoses issues de méristèmes fournissant des boutons floraux dans le cas d'une photostimulation optimale (20 cycles) mettent en évidence l'homologie des méristèmes floral et végétatif.

En ce qui concerne la phyllotaxie, nos recherches montrent que *les modifications qui s'opèrent chez la Balsamine, sont en rapport direct avec les phénomènes d'induction florale.* Cette idée n'est pas nouvelle : en effet, selon GAVAUDAN et G. DEBRAUX *, "le blocage phyllotaxique n'est pas une frontière entre le végétatif et le sexué mais un épiphénomène accompagnant la multiplication insolite des phyllomes et l'absence de développement d'une tige" **.

Chez Oenothera biennis et Oenothera parviflora, BUGNON (41) signale une augmentation du nombre des hélices dans l'épi ; chez le Cleome spinosa (HADJ-MOUSTAPHA, 119), l'Agrimonia eupatoria, le Poterium sanguisorba, le Spartium junceum (PHELOUZAT, 190 ; J.DIOMAIUTO-BONNAND et ses collaborateurs, 87) et l'Alyssum maritimum (A. NOUGARÈDE et RONDET, 181), l'accroissement du nombre des hélices foliaires lors du passage de la phase végétative à la phase inflorescentielle est rapporté à l'augmentation du nombre des centres générateurs et à l'accélération du rythme de l'organogénèse.

En conditions naturelles de culture, la fleur terminale du cultivar "Buisson fleuri" montre *une continuité phyllotaxique entre hélices foliaires et florales : elle est réalisée par la contribution de 2 centres générateurs foliaires ; ces derniers, après avoir initié*

---

* GAVAUDAN P. et DEBRAUX G.– Eléments d'une modernisation et d'une justification de la théorie de la métamorphose foliaire. C.R.Acad., 1951, 233, 1660-1662.

** Il convient de préciser que le raccourcissement des axes aboutissant à des formes "en rosette" n'est pas irrémédiablement lié, pour toutes les plantes, à la floraison ; certaines fleurs ne sont pas brachyblastiques, on connaît les exemples classiques du Magnolia, Liriodendron, Myosurus minimus, etc ...

1 ou 2 feuilles de transition, subissent 1 à 3 dédoublements successifs à l'origine de plusieurs hélices florales apportant chacune 1 sépale, 2 ou 3 pétales, 1 ou 2 staminodes, 1 ou 2 étamines, 1 carpelle. Les résultats que nous avons obtenus au cours de notre expérimentation mettent en évidence, grâce à une série de stades morphogénétiques, la réalité d'une telle continuité phyllotaxique et s'accordent pour montrer que *l'axe floral est l'homologue d'un axe végétatif contracté* ; de nombreux travaux ont démontré d'ailleurs l'identité entre bourgeon végétatif et bourgeon floral (EMBERGER, 95 ; M. ASTIÉ, 4 ; DUPUY, 90 ; GUÉDES, 116).

L'application de photopériodes inductrices de plus en plus nombreuses nous a permis de déterminer les principales étapes de la formation d'une fleur. Nous avons montré que la première manifestation morphogénétique vers le stade floral est phyllotaxique : contraction de l'axe et multiplication du nombre des centres générateurs foliaires. *L'Impatiens Balsamina, plante photopériodique préférente, est donc un matériel de choix pour une étude de l'organogénèse florale.* Différents auteurs, en particulier LANG (153), ont souligné l'importance d'un matériel de ce genre fournissant dans des conditions d'environnement bien définies, des informations physiologiques concernant le phénomène d'initiation florale.

Une photostimulation de 6 à 8 cycles inducteurs (bourgeon apical) ou de 4 cycles (bourgeons latéraux) ajoute, aux variations phyllotaxiques induites par une photostimulation insuffisante, certaines modifications morphologiques des ébauches issues des méristèmes ; *le 2ème stade morphogénétique floral correspond à la transformation morphologique des pièces vers le type sépale ou pétale et à l'acquisition progressive et plus ou moins simultanée d'une coloration.*

Nos recherches mettent bien en évidence le fait que *les conditions de la mise en place d'une phyllotaxie florale précèdent celles qui déterminent la nature histologique et morphologique des pièces.* Ces observations apportent des arguments en faveur des hypothèses de HAGEMANN (121) selon lesquelles la mise en place d'un organe précède sa différenciation cytologique et histologique.

Les premières manifestations d'une sexualisation mâle s'expriment par l'acquisition de sacs polliniques rudimentaires sur les marges du limbe de pièces foliacées, verticillées ; elles constituent le 3ème stade morphogénétique floral et apparaissent à la suite d'une photoinduction de 4 à 6 cycles, dans le cas des fleurs latérales, de 12 à 14 cycles eupériodiques, dans le cas des fleurs terminales. Une photopériode de plus longue durée (14 cycles pour les fleurs latérales et 18 cycles pour les fleurs terminales) provoque l'initiation de véritables étamines. Ces observations montrent donc que *les conditions de la sexualisation d'une pièce précèdent celles qui déterminent son histologie et sa morphologie ;* elles sont en accord avec l'hypothèse de GAUSSEN (102) en rapport avec la phylogénie et selon laquelle "l'état évolutif d'un organe, à un moment donné, est la résultante de deux actions inverses de type hormonal. L'une : l'influence sexuelle représente la tendance ancestrale, l'autre : l'influence végétative représente la tendance évolutive".

L'initiation du gynécée, 4ème stade de la morphogénèse, s'effectue dans le cas de la Balsamine, selon des modalités particulières signalées dans le paragraphe précédent. Les études ontogéniques ont mis en évidence *une indépendance de la génèse des pièces carpellaires et de l'axe placentaire ;* ce dernier prolonge l'axe floral au-delà du niveau d'insertion des pièces florales. La production expérimentale de fleurs

prolifères virescentes confirme ce point de vue : certaines montrent, en effet, dans leur centre une rosette végétative au milieu de laquelle existe un axe central court, porteur d'ovules nus. La présence d'ovules directement portés par l'axe floral constitue, comme nous l'avons déjà montré, un caractère particulier à certaines familles de plantes.

Les étapes de la morphogénèse florale peuvent être envisagées d'une autre manière ainsi qu'il découle des travaux de HESLOP-HARRISON (129) chez diverses plantes diclines (Cannabis, Zea Mays). En effet, cet auteur, qui a obtenu expérimentalement la déviation ou la régulation de la sexualisation par des traitements auxiniques ou une modification de facteurs externes, a proposé divers modèles contrôlant les mécanismes de la régulation sexuelle, fonctionnant à la manière de systèmes de relais, basés sur le concept opérateur-régulateur. En présence d'un stimulus effecteur, une succession de complexes géniques serait activée dans un ordre irréversible (130) se traduisant par la séquence suivante :

(i)		(ii)		(iii)		(iv)
apex végétatif	——	Initiation séquentielle de primordiums de périanthe, d'androcée et de gynécée	——	Détermination des primordiums latéraux	——	Excroissance des organes latéraux

Les fleurs prolifères constituent des exceptions aux prévisions établies par cet auteur. *Chez la Balsamine, certaines fleurs semblent le résultat d'une succession d'impulsions d'abord florale (calice-corolle normaux), végétative (pièces foliacées), puis de nouveau florale (présence de pièces sexualisées, fig. 57 F, p.116, ou d'un axe central pourvu d'ovules, fig. 61 p.128)*; la réalisation de telles fleurs qui manifestent un caractère inductif de tout ou rien * mais qui présentent une succession anormale de tendances, une véritable "hésitation physiologique", échappe à la compréhension et met bien en lumière la complexité des événements qui président à l'organogénèse florale ; bien qu'il soit maintenant admis que celle-ci soit contrôlée par des gènes (WARDLAW, 246 ; CHAILAKHYAN, 49), il faut bien reconnaître que des facteurs externes ou l'application de substances de croissance altèrent la détermination des verticilles floraux. Chez le Caroubier, plante tropicale, cauliflore, THOMPSON Mc LEAN (229) a étudié la formation normale endogène des inflorescences et montré que diverses potentialités existent dans leur apex et qu'un état physiologique particulier conditionne la nature des émergences ; à la suite de ses observations concernant la variabilité des verticilles floraux, cet auteur pense qu'une réversion de l'état physiologique de l'apex peut se produire au cours de l'ontogénèse ; ainsi, les étamines du Caroubier peuvent être suivies de carpelles, puis encore d'étamines. *Nos propres observations concernant d'une part la production de surfleurs ou d'inflorescences endocarpiques de structure extrêmement complexe et aberrante et d'autre part, le remplacement de carpelles par des pièces hermaphrodites ou même par de véritables étamines, nous permettent de confirmer les idées de cet auteur et montrent qu'il n'existe pas toujours de séparation entre organes sexualisés mâles et femelles.* D'autres faits

---

* Cette expression qui met en évidence le caractère qualitatif de l'induction florale de certaines plantes signifie selon CHOUARD (56) que les méristèmes d'une plante s'organisent comme des ébauches végétatives en conditions non inductrices de la floraison et en primordiums floraux ou inflorescentiels en conditions photoinductrices ; la floraison une fois engagée, se poursuit de façon inéluctable.

expérimentaux viennent à l'appui de cette thèse : nous citerons les phénomènes d'intersexualité provoqués sous des actions variées.

- Perturbations du rythme photopériodique. FISHER (99), M. LECOCQ (155), M. ASTIÉ (7) ont observé la modification progressive d'étamines en carpelles respectivement chez le Triticum aestivum, le Begonia tuberhybrida, le Cleome spinosa. Des pièces périanthaires et sexuelles, disposées sans ordre sur l'axe floral du Primula obconica ont été décrites par G. DEBRAUX (70) et M. ASTIÉ (9) ; toutes ces pièces portaient en outre des caractères femelles.

- Action de substances chimiques du groupe auxinique, telles que l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique chez le Saponaria officinalis (M. ASTIÉ, 5), ou l'acide naphtalène-acétique chez le Cannabis sativa (HESLOP-HARRISON, 128).

Il existe dans la bibliographie tératologique de nombreux exemples concernant la modification d'étamines en carpelles et de carpelles en étamines, ainsi que l'apparition des 2 sexes sur un même phyllome.

Chez diverses plantes sensibles à la photopériode (Urtica pilulifera, Salvia glutinosa, Trachelium coeruleum, Scabiosa ukranica, Chrysanthemum hortorum, Anagallis arvensis), CHOUARD (56) et ses collaborateurs (166), (186), (199) ont montré la diversité des mécanismes régulateurs de la floraison ; selon CHOUARD, "l'état floral ou non floral est le résultat d'une balance de plusieurs facteurs internes, créés ou modifiés le plus souvent par des facteurs externes". G. DEBRAUX et GAVAUDAN (76), en conclusion à des recherches concernant la production de surfleurs et de fleurs virescentes, avaient déjà évoqué la "lutte entre les influences végétatives et sexualisantes". L'opinion de ces auteurs rejoint celle de WARDLAW (245, 246, 247), selon laquelle l'expression florale est conditionnée non seulement par des facteurs génétiques mais aussi par des changements métaboliques, qualitatifs et quantitatifs, modifiant le "système réactionnel" méristématique sans toutefois en changer le fonctionnement morphogénétique de base. Les phénomènes de double réversion (florale-végétative-florale) observés par nous-même en 1969 (80) sont suggestifs à cet égard ; ils indiquent la réalisation successive, acropète, de potentialités différentes à partir du fonctionnement d'un unique système réactionnel.

B / Réactivité méristématique

Chez le cultivar «Buisson fleuri», nous avons montré que la distribution particulière des fleurs et des inflorescences le long de l'axe principal est en rapport avec l'ordre d'apparition acropète des méristèmes et leur état de différenciation ou d'indifférenciation lorsqu'intervient le stimulus floral. Trois types méristématiques peuvent être distingués.

- *Méristèmes sensibles,* juvéniles (méristèmes gemmaires de CHOUARD, 59), tendant facilement vers l'état floral et dont l'expression organogène florale qui s'exprime précocement, peut être complète si la photostimulation est maintenue ou incomplète si la photostimulation est insuffisante. Ces méristèmes sont aptes à produire des fleurs latérales mais il est nécessaire qu'au cours du traitement photoinducteur s'installe en permanence un état plus différencié (une organisation zonée) durant l'extrusion des pièces périanthaires. L'irréversibilité méristématique n'apparaît que tardivement après initiation des primordiums des pièces mâles, c'est-à-dire après un traitement de 12 cycles photoinducteurs.

- *Méristèmes moins sensibles* déjà engagés dans un processus organogène végétatif lorsqu'intervient le stimulus floral. La réponse de ces méristèmes déjà structurés peut être, soit plus tardive et de type inflorescentiel (méristèmes m7 à m9 : la possibilité de réversibilité de l'état induit est alors de courte durée, soit plus précoce (méristème terminal) mais elle s'établit avec plus de difficultés et sur une période de plus longue durée. L'application d'eupériodes, dosées quantitativement, permet l'édification d'inflorescences latérales normales si la photostimulation atteint une durée minimale de 8 photopériodes ; des formes intermédiaires entre pousse végétative et inflorescence sont obtenues pour une photostimulation insuffisante (3 à 6 cycles photoinducteurs). La réversibilité de l'état induit s'établit sur une période beaucoup plus longue pour le méristème terminal : 20 à 22 cycles photoinducteurs sont en effet nécessaires à la production de fleurs terminales, hermaphrodites ; les plantes transférées en dyspériode avant la fin de cette eupériode portent des fleurs virescentes.

- *Entre ces deux catégories,* existent des méristèmes en période transitoire * dont la région apicale axiale est en voie de différenciation (m_{10}, parfois m_{11}), chez lesquels se manifeste une instabilité physiologique et où l'expression florale s'établit difficilement ; les fleurs latérales issues de ces méristèmes présentent fréquemment le phénomène de la double réversion état floral - état végétatif - état floral.

L'ensemble de ces résultats montre que les différentes catégories méristématiques possèdent des exigences eupériodiques particulières, les tissus méristématiques percevant l'induction florale d'autant mieux qu'ils sont moins différenciés.

C / Structure méristématique et phénomène de réversion

Si de nombreux auteurs ont étudié les transformations méristématiques provoquées par une induction florale, bien peu encore se sont intéressés aux relations existant entre possibilités de morphoses et structure méristématique. Nous venons de voir que les tissus méristématiques du cultivar "Buisson fleuri" perçoivent l'induction florale d'autant mieux qu'ils sont moins différenciés mais qu'ils peuvent aisément subir la perte de l'état induit. M. TRAN THÂNH VÂN (231), puis CHOUARD et M. TRAN THÂNH VÂN (59) ont montré chez Geum urbanum que l'aptitude à la floraison est établie lorsque les cellules du corpus sont bien individualisées ; à partir de méristèmes de faible dimension dont le corpus est très réduit (méristèmes miniaturisés), ces auteurs ont obtenu des fleurs incomplètes à lames foliacées ; ils admettent qu'une fleur est normalement constituée lorsque le méristème a atteint un niveau d'activation adéquat. "Tout méristème, si petit soit-il, semble donc apte à présenter le virage floral dès son initiation, à condition que son niveau d'activation soit élevé".

Les remarques précédentes ouvrent une voie nouvelle de recherche ; de nombreuses investigations sont encore nécessaires pour élucider les rapports entre

---

* Le sens donné ici à ce terme est différent de celui qui a été employé par A. LANCE. Il indique une étape, une interphase, entre stade juvénile et stade différencié.

dédifférenciation, activation cellulaire et acquisition ou perte de l'état induit. Rappelons toutefois les recherches de RABÉCHAULT (199) concernant ce dernier point.

Chez Alyssum maritimum, A. NOUGARÈDE et RONDET (181) ont étudié comparativement les morphoses obtenues dans la région basale inflorescentielle de plantes cultivées en conditions photopériodiques défavorables à la floraison (lumière hivernale de faible intensité) et la structure cytohistologique des apex traités ; comme nous l'avons déjà mentionné dans la partie historique de notre travail, ces auteurs dégagent de cette étude 2 types de réversions.

1) Réversions partielles primaires qui intéressent un ou plusieurs secteurs du méristème terminal et correspondent en réalité au fonctionnement reproducteur anticipé, encore instable, d'un ou plusieurs centres générateurs foliaires.

2) Réversions secondaires comme celles qui ont été observées chez Anagallis arvensis (CHOUARD, 54, J.BRULFERT, 39), Chrysanthemum hortorum (RABÉCHAULT, 199), exceptionnellement Alyssum maritimum (A. NOUGARÈDE et RONDET, 181), et auxquelles nous pouvons adjoindre celles qui ont été décrites par KRISHNAMOORTHY et NANDA (140) et nous-même chez l'Impatiens Balsamina. Dans tous ces cas, le méristème floral dont le fonctionnement typiquement reproducteur a déjà initié des structures florales peut, sous l'influence de facteurs externes, reprendre une nouvelle croissance végétative.

Si les réversions inflorescentielles observées chez Alyssum maritimum constituent bien des réversions partielles (du fait de la modification de fonctionnement d'un seul ou de deux centres organogènes et non de l'ensemble méristématique), elles constituent aussi des réversions inflorescentielles conditionnelles qui ne se produisent que si la plante se trouve dans un état physiologique critique, lors du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur ; A. NOUGARÈDE et RONDET (181) ont bien fait remarquer que les "fleurs peuvent être formées par modification de fonctionnement des centres générateurs foliaires et s'inscrivent alors sur le trajet des hélices foliaires" ; par contre, ces auteurs n'ont jamais noté de feuilles situées plus haut sur le trajet des hélices florales, c'est-à-dire lorsque le fonctionnement méristématique est devenu typiquement reproducteur. Dans le même ordre d'idées, BERNIER (20), reprenant les exemples déjà étudiés du Salvia splendens, Perilla nankinensis, Hyoscyamus niger, a mis en évidence un point de non-retour dans l'évolution apicale de ces plantes : une fois le stade préfloral dépassé, un retour à l'état végétatif devient impossible.

Les modifications obtenues n'ont donc pas la même signification suivant les différents cas et il nous semble nécessaire de distinguer les réversions suivantes.

a) Réversions d'origine qualitative, liées à un état méristématique particulier (Alyssum maritimum, Perilla nankinensis, Salvia splendens, Hyoscyamus niger) ou à une certaine qualité du stimulus photoinducteur comme l'ont montré les exemples décrits par J. DIOMAIUTO-BONNAND (84, 85) chez Nicotiana glutinosa et Cheiranthus Cheiri et Cl. BAGNARD et ses collaborateurs (12) chez Sinapis alba ; ces auteurs ont mis en évidence le rapport entre conditions d'éclairement faible et obtention de réversions inflorescentielles.

b) Réversions d'origine quantitative, liées à un quantum de stimulation florale. Les exemples du Chenopodium amaranticolor et du Kalankoë blossfeldiana rapportés par LANG (153) sont intéressants à cet égard ; un traitement photoinducteur insuffisant, n'atteignant pas le seuil d'efficacité, produit chez ces plantes la formation de morphoses qui ne correspondent en réalité qu'à l'expression normale précédant habituellement la formation des fleurs (anomalies foliaires, modifications de la ramification). Dans les pousses inflorescentielles du Salvia glutinosa (J. PAWLOWSKI, 186) l'affaiblissement de l'état floral, consécutif à un faible traitement eupériodique, se manifeste par le développement anormal de bourgeons (qui devraient engendrer des fleurs) en rameaux inflorescentiels de second ordre à tendance végétative. M. ASTIÉ (7) a obtenu des résultats de même ordre chez le Cleome spinosa. D'autre part, J. BRULFERT (37, 38) a mis en évidence le caractère graduel et quantitatif de l'induction florale chez l'Anagallis arvensis et nous sommes nous-même parvenue à de semblables interprétations à propos de la Balsamine (cf. paragraphes précédents, p. 213 à 215).

On voit donc la confusion qui règne quant à l'origine et la nature des phénomènes de réversions. Il est nécessaire que soit établie, dans les investigations futures se rapportant à ce domaine de recherches, une nomenclature moderne précisant à la fois l'origine et la nature des réversions et des paramètres indispensables à la confrontation des différents résultats.

Dans le tableau VI, pages 221-222, nous avons groupé les principaux cas de réversions de l'état reproducteur vers l'état végétatif (en distinguant les réversions de l'état floral ou de l'état inflorescentiel vers l'état végétatif) chez des plantes dont la structure méristématique a été étudiée ; ce tableau met en évidence la nature des réversions, le type d'organisation méristématique et montre que la plupart des méristèmes susceptibles de réversibilité sont caractérisés par un fonctionnement identique en période végétative et reproductrice (exception faite pour les Rosacées dont A. LANCE a reconnu que la structure méristématique n'avait pas été encore élucidée et pour Anagallis arvensis où les résultats des études ontogéniques apparaissent discordants). Ces faits méritent d'être soulignés ; ils pourraient peut-être expliquer la facilité de réversion exprimée par certaines plantes et notamment par les Crucifères et l'Impatiens Balsamina ; on peut envisager hypothétiquement le fait que *les potentialités organogènes de ces méristèmes soient plus aisément déviées, les mêmes zones participant à l'organogénèse végétative et reproductrice.* Il faut cependant faire certaines remarques ; chez le Nicotiana glutinosa, J. DIOMAIUTO-BONNAND (83) signale une disparition de la zonation végétative, au début de la phase inflorescentielle, bien que les clichés présentés laissent persister un doute quant à la disparition de cette zonation ; chez une espèce voisine, le Nicotiana Tabacum, la zonation méristématique est évidente dans la deuxième moitié de la phase inflorescentielle ; chez le Cheiranthus Cheiri, l'ontogénèse végétative a été seule décrite (BUVAT, 44), l'ontogénèse florale demeurant inconnue ; chez le Tropaeolum majus, l'ontogénèse florale est inconnue.

Dans le but de vérifier la validité de l'hypothèse que nous proposons ci-dessus, il conviendra de réaliser de nouvelles observations morphologiques et cytohistologiques chez les plantes dont la plasticité méristématique a été expérimentalement démontrée : Bidens radiatus, Nigella damascena (CHOUARD, 52) certaines Euphorbes, Composées, Dipsacacées, Primulacées et Rosacées. Une

TABLEAU VI

Réversions		Organisation méristématique	
de l'état floral à l'état vegétatif	de l'état inflorescentiel à l'état végétatif	identique en période végétative et reproductrice	présentant des modifications structurales lors du passage du stade végétatif au stade reproducteur
	Castanea (châton mâle) CODACCIONI (61)	CODACCIONI (62)	
Oenothera biennis CHOUARD (*) , M. ASTIÉ (°)		BERSILLON (23)	
Reseda lutea SCHOLZ (218)		BERSILLON (24)	
Vinca rosea GAVAUDAN, DUPUY, GAUDWELL (104)		BOKE (31)	
	Geum urbanum (pousse florifère) M. TRÂN THANH VÂN (231)	PHELOUZAT (189-190) : "aucune modification dans le fonctionnement n'annonce la fleur terminale" L. SIMON (223)	RAUH et REZNIK (200) M. TRÂN THANH VÂN (231)
Impatiens Balsamina G. DEBRAUX et L. SIMON (80)	Impatiens Balsamina (grappes axillaires) L. SIMON (°°)		
Tropaeolum majus M. ASTIÉ (4)			A. NOUGARÈDE (178) (méristème floral non étudié)
Cleome spinosa M. ASTIÉ (7)		HADJ-MOUSTAPHA (119, 120)	
	Cheiranthus Cheiri (grappe terminale) J. DIOMAIUTO-BONNAND (85, 86)		
	Arabidopsis Thaliana (grappe terminale) LAIBACH (142)	VAUGHAN (238)	BESNARD-WIBAUT (25) (Après une phase préflorale typique l'apex reproducteur présente une zonation cytohistologique)
	Nicotiana glutinosa (grappe de cymes) J. DIOMAIUTO-BONNAND (82, 83, 84)	La zonation méristématique de type végétatif est atténuée mais persiste en période reproductrice J. DIOMAIUTO-BONNAND (83)	
	Sinapis alba (grappe terminale) ARNAL (3); BERNIER et DATH (18)	BERNIER (17)	
	Alyssum maritimum (grappe terminale) A. NOUGARÈDE et RONDET (181)	A. LANCE (148)	
Chrysanthemum hortorum RABECHAULT (199)		?	?
Anagallis arvensis J. BRULFERT (37, 38)		VAUGHAN (238)	TAILLANDIER (227)
	Perilla nankinensis BERNIER (20)		A. NOUGARÈDE (179)
	Hyocyamus niger (cyme terminale) SEIDLOVA et JURAKOVA (219)	?	SEIDLOVA et JURAKOVA (219)

(*) Observations dont l'auteur nous a autorisée à faire mention.

(°) Résultats présentés au Colloque de l'A.F.A.S., Tours, 1965 (non publié).

(°°) Résultats présentés dans ce manuscrit.

structure méristématique reproductrice voisine de celle d'un type végétatif ne favoriserait-elle pas l'expression des phénomènes de réversion ?

D / Prolifération et totipotence cellulaire

Le méristème floral de la Balsamine, suivant les conditions externes, peut évoluer de diverses manières :

- épuiser normalement son fonctionnement en édifiant une série d'organes reproducteurs,

- modifier son organogénèse florale à un stade quelconque du développement et présenter un retour à une organogénèse de type végétatif,

- subir, à un stade tardif du développement floral, une déviation du caractère sexuel, le méristème placentaire édifiant, de façon anarchique, des ovules normaux suivis d'ovules anormaux carpelloïdes ou de petits bourgeons floraux ou de surfleurs ou encore même de véritables proliférations inflorescentielles,

- montrer, parmi les ovules, des formations anormales (bourgeons végétatifs, phyllomes carpelloïdes et bourgeons floraux) insérées à la même hauteur sur l'axe placentaire mais dans des loges ovariennes différentes et en position diamétralement opposée, faits morphologiques révélant donc un fonctionnement méristématique hétérogène sectorial (un secteur de méristème peut être à l'origine d'organes différents),

- initier à la suite des ovules un bourgeon végétatif dont le développement peut se poursuivre normalement.

Les cellules méristématiques, dépourvues de tout caractère de prédétermination, possèdent à un stade précis de multiples potentialités histogénétiques, elles sont totipotentes. Les "cellules des méristèmes sont en effet non seulement douées du pouvoir de proliférer, mais susceptibles de produire des lignées de cellules de plusieurs types" (BUVAT, 47).

Depuis les expériences de KLEBS (139) et BORMANN (33) ayant montré que des proliférations végétatives pouvaient être obtenues à partir de boutures d'inflorescences placées dans des conditions particulières de lumière et d'humidité, de nombreux travaux ont mis en évidence les potentialités morphogènes des cellules végétales. La néoformation de bourgeons, in vitro a fait l'objet de nombreuses recherches et mises au point (GAUTHERET, 103 ; WARDLAW, 247). Depuis les travaux de SKOOG (225), des organes variés ont été induits à partir de fragments d'organes ou de tissus différenciés, définis ; nous ne citerons que quelques travaux choisis parmi les plus suggestifs (BUVAT, 43 ; G. DEBRAUX, 75 ; CHOUARD et D. AGHION * ; D. AGHION-PRAT, 2 ; MARGARA et BOUNIOLS, 163 ; M. ASTIÉ, 6 ; BIGOT, 29). Des "embryoïdes" (embryons haploïdes ou diploïdes) peuvent aussi être obtenus à partir de cellules isolées (NITSCH, 176, 177) ou de souches cellulaires définies (S. JELASKA, 135).

---

* CHOUARD P. et AGHION D.–Modalités de la formation de bourgeons floraux sur des cultures de segments de tige de Tabac. C.R.Acad. Sc., 1961, 252 3864-3866.

Le caractère totipotent des cellules méristématiques semble plus difficile à mettre en évidence ; chez une Fougère, Dryopteris aristata, WARDLAW (248) et CUTTER (69), en isolant par des incisions les primordiums foliaires de la région méristématique axiale, ont obtenu leur évolution en bourgeons. Les points végétatifs excisés de Psilotum et de Pteridium, cultivés in vitro (CUTTER, 69), fournissent selon la concentration des milieux de culture soit des tiges aériennes, soit des rhizomes. Les cellules organogènes du méristème caulinaire des Angiospermes possèdent aussi des potentialités qui peuvent être révélées par la méthode expérimentale. Plusieurs petits méristèmes de second ordre peuvent être régénérés sur le point végétatif du Lupinus albus sectionné en 4 ou 6 parties par des fentes longitudinales (BALL, 13). La multiplication expérimentale du nombre des centres organogènes méristématiques a été observée par LOISEAU (158) à la suite de piqûres profondes pratiquées dans l'apex de l'Impatiens Roylei.

Comme nous venons de le voir très succinctement, des méristèmes primaires indifférenciés à caractère plastique (dont la destinée normale est modifiée sous l'influence de facteurs externes) peuvent être à l'origine de formations anormales surnuméraires. Le caractère prolifère d'une fleur, qu'il s'agisse d'une prolifération végétative ou florale, doit être en rapport direct avec la persistance, au cours de l'ontogénèse florale, de l'état indifférencié des régions organogènes. J. BRULFERT (37, 38, 39), CHOUARD et TRÂN THANH VÂN (60) ont déjà attiré l'attention sur ces notions. Le caractère prolifère apparaît chez des plantes dont les méristèmes sont particulièrement sensibles aux agents chimiques ou physiques ; dans le cas des espèces photopériodiques, il devient évident, comme l'a souligné J. BRULFERT (38) et comme nous l'avons nous-même montré chez la Balsamine, lorsque l'induction florale s'effectue progressivement et de façon quantitative, c'est-à-dire lorsque son effet de rémanence est de courte durée. Ce caractère morphologique qui n'est pas connu chez certaines espèces dont la réponse florale est pour l'instant qualifiée de "tout ou rien" sera peut-être mis en évidence chez toutes les plantes par la découverte de conditions expérimentales adéquates.

Ces remarques qui rejoignent celles qui ont été formulées plus haut montrent que l'expérimentation et notamment la culture des méristèmes reproducteurs à différents stades du développement, doivent apporter d'intéressantes précisions concernant les potentialités morphogènes des végétaux. C'est dans ce domaine que nous désirons poursuivre nos recherches.

CONCLUSIONS GENERALES

L'Impatiens Balsamina, cultivar "Buisson fleuri", présente un appareil végétatif caractérisé par un mode particulier de croissance et de floraison. A l'état adulte, l'axe principal de croissance limitée s'achève par l'édification d'une fleur tératologique, actinomorphe ; il porte latéralement des fleurs solitaires doubles, zygomorphes, à calice dimère, axillées par les feuilles de la région subterminale, des inflorescences racémeuses, réduites et contractées, bi- ou triflores axillées par les feuilles de la région moyenne (chaque fleur zygomorphe, doublée par la corolle, présente un calice trimère), et des méristèmes d'enrichissement à développement tardif.

Nos recherches ontogéniques apportent des connaissances nouvelles concernant la structure cytohistologique du méristème caulinaire et montrent l'originalité de son fonctionnement par rapport à celui des autres Balsaminacées et notamment de l'Impatiens Roylei. Une organisation cytohistologique zonée de type classique est établie avant l'initiation des troisième et quatrième feuilles épicotylées ; elle se maintient durant la phase végétative, lors de l'initiation des pièces de transition entre feuilles de l'appareil végétatif (parvenu à l'état adulte) et pièces périanthaires de la fleur terminale et durant toute l'ontogénèse florale.

La génèse des méristèmes latéraux s'opère en séquence acropète sous le méristème apical. Après une phase juvénile où les îlots méristématiques axillaires apparaissent cytohistologiquement indifférenciés, se produit une différenciation des cellules de leur aire apicale axiale précédant l'initiation des sépales (dans le cas des fleurs latérales) et l'initiation des bractées (dans le cas des inflorescences latérales).

L'édification des pièces périanthaires et reproductrices se produit dans les diverses catégories méristématiques florales, à partir de la troisième assise cellulaire des foyers organogènes localisés dans les flancs méristématiques et disposés selon un anneau initial floral.

Des phénomènes similaires ont été signalés après induction photopériodique de la floraison ; le passage progressif de la phase végétative à la phase reproductrice s'opère dans les méristèmes sans remaniement notable de leur évolution structurale méristématique.

Les modalités du développement du gynécée, déterminées par les méthodes morphologique, anatomique, ontogénique, tératologique, nous ont conduite à une conception originale de son organisation. Le gynécée est constitué d'une paroi protectrice, formée par la connation congénitale de 5 carpelles stériles, initiés latéralement (à la manière d'organes foliaires) par le jeu de l'anneau orga-

nogène floral, et d'une partie axiale fertile, constituant la colonne placentaire, issue de l'activation de la région méristématique apicale axiale (peu active jusqu'à ce stade) et de la prolifération du méristème médullaire sous-jacent.

L'étude physiologique de notre plante nous a permis de préciser ses caractéristiques photopériodiques. La floraison, induite par le jour court, se trouve retardée par le jour long (héméropériode de 16 heures) et inhibée par le jour continu ou le jour très long (héméropériode de 18 heures). Des expériences de mise à fleur progressive nous ont permis à la fois d'analyser le caractère graduel et quantitatif du phénomène de l'induction florale, et de mettre en évidence l'existence d'un gradient physiologique de floraison le long de l'axe principal se traduisant par des exigences eupériodiques particulières aux 3 catégories méristématiques florales connues chez cette espèce.

Le jour court induit progressivement une séquence d'étapes morphogénétiques florales qui peuvent être interrompues au cours de leur déroulement, provoquant ainsi la formation de fleurs virescentes à tous les niveaux des cycles périanthaires et reproducteurs. De plus, l'action de cycles photoinducteurs nombreux se traduit par la formation de morphoses ovulaires et de proliférations endocarpiques florales et inflorescentielles, l'axe placentaire jouant, dans ce dernier cas, le rôle d'un axe inflorescentiel.

Les effets d'une photostimulation dosée, constituée de cycles eupériodiques de plus en plus nombreux, nous ont permis de mettre en évidence 4 stades morphogénétiques essentiels de la formation d'une fleur.

1) Le premier stade est obtenu à la suite d'une photostimulation insuffisante (2 ou 3 cycles) origine de modifications phyllotaxiques apparentes sur la tige principale et les rameaux latéraux supérieurs.

2) Ces modifications, encore plus apparentes chez les lots de plantes soumises à un plus grand nombre de cycles inducteurs, accompagnées de variations de la morphologie des pièces et de leur pétalisation, aboutissent à la formation de véritables verticilles de pièces colorées où l'on reconnaît l'existence d'une continuité phyllotaxique entre hélices foliaires et florales. Ces faits impliquent une identité structurale, une homologie entre bourgeon végétatif et bourgeon floral et montrent que les conditions de la mise en place d'une phyllotaxie florale précèdent celles qui déterminent la nature histologique et morphologique des pièces.

3) L'acquisition de caractères mâles par les pièces dans les verticilles supérieurs constitue le 3ème stade morphogénétique floral.

4) L'édification simultanée des phyllomes carpellaires et de la portion terminale de l'axe floral ovulifère clôt le déroulement de la morphogénèse.

L'importance du degré d'indifférenciation ou de différenciation des cellules des divers méristèmes, déterminé par l'analyse des caractéristiques cytohistologiques, a été mise en parallèle avec les différentes expressions morphogènes induites par une certaine stimulation photopériodique et en rapport avec le gradient de floraison observé le long de l'axe principal.

Les caractéristiques ultrastructurales des zones latérales et axiale du méristème apical ont été établies comparativement chez des plantes cultivées en jour court photoinducteur de 8 heures, prélevées à différents stades du développement et chez des plantes de référence cultivées en jour très long dyspériodique. Les différents territoires méristématiques présentent, en période végétative et florale, une ultrastructure comparable ; cependant, des observations préliminaires indiquent un accroissement léger de la basophilie cytoplasmique et de la densité de certains organites cellulaires dans les régions latérales du méristème en période florale ; les cellules de la zone apicale axiale, qui demeurent plus vacuolisées, présentent une légère augmentation de la densité des organites cellulaires.

Au cours de l'exposé de notre travail, nous avons attiré l'attention sur diverses perspectives de recherches ; certaines sont relatives à l'étude de l'organisation du gynécée des Balsaminacées ; nous nous proposons d'observer d'autres espèces du genre Impatiens et le genre Hydrocera. D'autres recherches porteront sur l'étude ultrastructurale du méristème apical et des méristèmes axillaires lors du passage de la phase végétative à la phase reproductrice (étude statistique de la densité ribosomale et des organelles cytoplasmiques). Nous pensons, enfin, compléter notre étude de morphogénèse en recherchant systématiquement la part du phytochrome et du métabolisme photosynthétique dans la production expérimentale des photomorphoses décrites.

,,,,,,,,,,

BIBLIOGRAPHIE

1.– AGARDH C.A. und RÖPER J.– Diskussion über die Stellung und Deutung der Blüthentheile der Balsaminen. Flora, 1833, 39, 609-624 ; 1834, 6, 81-91 ; 7, 97-111 ; 1836, 13, 193-205 ; 14, 210-221 ; 16, 241-245.

2.– AGHION-PRAT D.– Néoformation de fleurs in vitro chez Nicotiana Tabacum L.. Thèse Doct. Sc. nat., Paris, 1965, 77 p.

3.– ARNAL C.– Réversions de l'inflorescence terminale de Sinapis alba L. provoquées par divers régimes photopériodiques. C.R. Acad. Sc., 1966, 262, 1077-1080.

4.– ASTIÉ M.– Tératologie spontanée et expérimentale. Exemples. Application à l'étude de quelques problèmes de Biologie végétale. Thèse Doc. Sc. nat., Rennes, in Ann. Sc. nat., 1962, 12e S., 3, 619-844.

5.– ASTIÉ M.– Morphoses florales tératologiques induites expérimentalement chez Tropaeolum majus L.. Bull. Soc. bot. Fr., 1962, 109, 115-121.

6.– ASTIÉ M.– Néoformation de bulbilles végétatives, de "fleurs asexuées" et d'une bulbille à caractère floral obtenues par culture de pièces reproductrices isolées du Lilium candidum L.. Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1970, 117, 73-76.

7.– ASTIÉ M. – Réversions florales obtenues chez le Cleome spinosa L. sous l'influence d'une photopériode anormale. Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1971, à l'impression.

8.– ASTIÉ M., COQUEN C., DEBRAUX G. et LECOCQ M.– Morphoses tératologiques et virescences florales induites expérimentalement chez quelques Angiospermes. Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1967, 98-108.

9.– ASTIÉ M. et DEBRAUX G.– Homologies entre pièces végétatives et reproductrices révélées chez le Primula obconica Hance sous l'influence de la lumière. Bull. Soc. Et. sc. Anjou, 1972, 8, 95-98.

10.– AUSTIN J.P.– Some effects of the photoperiod on development of Impatiens balsamea. Plant Physiol., 1935, 10, 545-552.

11.– AYMARD M.– Sur l'étude ontogénique et expérimentale des Primulacées. Thèse Doc. Sc. nat., Limoges, 1967, 194 p.

12.– BAGNARD C., BERNIER G. et ARNAL C.– Etude physiologique et histologique de la réversion d'inflorescence chez Sinapis alba L.. Physiol. vég., 1972, 10, 237-254.

13.– BALL E.– Experimental division of the shoot apex of Lupinus albus L.. Growth, 1952, 16, 151-174.

14.– BAILLON H.– Description d'une Primulacée à fleurs monstrueuses. Adansonia, 1863, 3, 310-312.

15.– BAILLON H.– Histoire des plantes. Paris, Hachette 1874, 5, 17-19 et 30-40.

16.– BENTHAM G. et HOOKER J.D.– Genera Plantarum. Londres, Reeve, Williams et Norgate, 1862-1867, 1, 277.

17.– BERNIER G.– Ontogénie du méristème apical de Sinapis alba L. (Crucifères) depuis la graine jusqu'à l'édification de l'inflorescence. C.R. Acad. Sc., 1961, 252, 2750-2752.

18.– BERNIER G. et DATH M.T.– A propos de quelques cas d'apparition de fleurs le long d'entre-nœuds végétatifs ou de feuilles le long de l'inflorescence chez Sinapis alba L.. Rev. Cyt. Biol. vég., 1962, 25, 241-252.

19.– BERNIER G.– Etude histophysiologique et histochimique de l'évolution du méristème apical de Sinapis alba L., cultivé en milieu conditionné et en diverses durées de jour favorables ou défavorables à la mise à fleurs. Mém. Acad. roy. Belg., Sc., 1964, 16, 1-150.

20.– BERNIER G.– The morphogenetic role of the apical meristem in higher plants. Cong. Coll. Univ. Liège, 1966, 38, 151-211.

21.– BERNIER G.– Structural and metabolic changes in the shoot apex in transition to flowering. Can. J. Bot., 1970, 49, 803-819.

22.– BERSILLON G.– Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des Dicotylédones herbacées. Thèse Doc. Sc. nat., Paris, in Ann. Sc. nat., Bot., 1955, 11e S., 16, 226-443.

23.– BERSILLON G.– Ontogénie comparée de la tige feuillée et de l'inflorescence chez Oenothera biennis L.. C.R. Acad. Sc., 1957, 245, 1455-1458.

24.– BERSILLON G.– L'inflorescence terminale de Reseda lutea L. ; ses rapports avec la pousse végétative. Rev. Cyt. Biol. vég., 1958, 19, 185-197.

25.– BESNARD-WIBAUT C.– Action comparée de la photopériode et de l'acide gibbérellique sur le fonctionnement apical de l'Arabidopsis thaliana. Etude histoautoradiographique des synthèses nucléiques et de leur modification lors du passage à l'état reproducteur. Rev. Cyt. et Biol. vég., 1970, 33, 265-288.

26.– BESSEY C.E.– Evolution and classification. Bot. Gaz., 1893, 18, 329-332.

27.– BHAR D.S. and RADFORTH N.W.– Vegetative and reproductive development of shoot apices of Pharbitis nil as influenced by photoperiodism. Can. J. Bot., 1969, 47, 1403-1406.

28.– BIDDULPH O.– Histological variations in Cosmos in relation to photoperiodism. Bot. Gaz., 1937, 97, 139-155.

29.– BIGOT C.– Stimulation du bourgeonnement sur des réceptacles floraux isolés de Lilium X Enchantment. Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1970, 117, 66-72.

30.– BOCQUET G.– The structure of the placenta column in the genus Melandrium (Caryophyllaceae). Phytomorphol., 1959, 9, 217-221.

31.– BOKE N.H.– Development of the perianth in Vinca rosea L.. Amer. Journ. Bot., 1948, 35, 413-423.

32.– BONNAND J.– Transformation de l'apex végétatif de Nicotiana tabacum L. (variété white burley) en apex inflorescentiel. C.R. Acad. Sc., 1959, 248, 1209-1211.

33.– BORMANN J.– Untersuchungen über die künstliche Umwandlung von Blütenstanden in Laubsprosse. Planta, 1939, 29, 679-741.

34.– BOUNIOLS A. et MARGARA J.– Recherches expérimentales sur la néoformation de bourgeons inflorescentiels ou végétatifs in vitro à partir d'explantats d'endive (Cichorium Intybus L.). Ann. Physiol. vég., 1968, 10, 69-81.

35.– BRONCHART R., BERNIER G., KINET J.M. and HAVELANGE A.– RNA synthesis in the cells of the apical meristem of Sinapis alba during transition from the vegetative to the reproductive condition. Planta, 1970, 91, 255-269.

36.– BROOKS R.M.– Comparative histogenesis of vegetative and floral apices in Amygdalus communis, with special reference to the carpel. Hilgardia, 1940, 13, 249-299.

37.– BRULFERT J.– Etude expérimentale de la formation de fleurs prolifères chez Anagallis arvensis L.. Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1963, 138-140.

38.– BRULFERT J.– Etude expérimentale du développement végétatif et floral chez Anagallis arvensis L., ssp. phoenicea Scop.. Formation de fleurs prolifères chez cette même espèce. Thèse Doc. Sc. nat., Paris, 1965, 62 p.

39.– BRULFERT J.– Physiologie de la mise à fleurs d'Anagallis arvensis L. ssp. phoenicea Scop., et du développement végétatif en retour des méristèmes floraux. Bull. Soc. Franç. Physiol. vég., 1965, 11, 247-251.

40.– BRUNOTTE C.– Recherches embryogéniques et anatomiques sur quelques espèces d'Impatiens et de Tropaeolum. Thèse Doc. Sc. nat., Paris, 1900, 178 p.

41.– BUGNON F., DESCHARTRES R. et LOISEAU J.E.– Recherches sur le fonctionnement dysharmonique des centres générateurs de feuilles, dans la pousse de quelques Spermatophytes. Bull. Soc. bot. Fr., 1954, 101, 403-412.

42.– BÜNNING E.– Entwicklungs und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin, Springer, 1948.

43.– BUVAT R.– Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. I.– Plantes entières et boutures. Ann. Sc. nat., Bot., 1944, 11ème S., 5, III-130.

44.– BUVAT R.– Observations cytologiques sur l'évolution et le fonctionnement du point végétatif de la giroflée (Cheiranthus Cheiri L., Crucifères). C.R. Acad. Sc., 1950, 230, 1968-1969.

45.– BUVAT R.– Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. Ann. Sc. nat., 1952, 11e S., 13, 199-300.

46.– BUVAT R.– Recherches sur les infrastructures du cytoplasme, dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'Elodea canadensis. Ann. Sc. nat., 1958, 11e S., 19, 121-161.

47.– BUVAT R.– Les bases cytologiques de la différenciation et de la dédifférenciation chez les plantes. In Handbuch d. Pflanzenphysiol., Berlin, 1965 W. Ruhland, 15, 100-145.

48.– CELAKOVSKY L.– Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. Sitzungsber. d. Kgl. böhm. Gesellsch. Wiss., Nat., 1900, 40, 1-214.

49.– CHAILAKHYAN M.K.– Internal factors of plant Flowering. Ann. Rev. Plant Physiol., 1968, 19, 1-36.

50.– CHEUVART C.– Expériences sur le développement de Cannabis sativa L. (sexualité et pigments foliaires) à température constante et sous différents régimes de photopériodisme. Bull. Acad. roy. Belg., 1954, 40, 1152-1168.

51.– CHOUARD P.– Réversibilité de l'état reproductif à l'état végétatif sous l'effet du photopériodisme. C.R. Acad. Sc., 1950, 231, 1245-1247.

52.– CHOUARD P.– Réversion végétative de la fleur et néoténie provoquées expérimentalement comme moyens physiologiques d'investigation sur la phylogénie et l'ontogénie des plantes à fleurs. C.R. Acad. Sc., 1951, 233, 86-87.

53.– CHOUARD P.– Morphogenèse, tératogenèse et évolution. La leçon de quelques exemples. Coll. intern. sur l'évolution et la Phylogénie chez les Végétaux, Ed. C.N.R.S., Paris, 1952, 243-270.

54.– CHOUARD P.– Réversibilité de l'état reproductif à l'état végétatif par le photopériodisme et production expérimentale de fleurs prolifères chez Anagallis arvensis. C.R. Acad. Sc., 1957, 245, 2351-2353.

55.– CHOUARD P.– Présentation de quelques plantes en cours d'expérimentation sur les facteurs de floraison. Bull. Soc. bot. Fr., 1958, 105, 135-136.

56.– CHOUARD P.– Quelques réflexions sur la physiologie de la floraison. Bull. Soc. bot. Fr., 1962, 109, 219-241.

57.– CHOUARD P.– De la croissance à la sénescence des végétaux. Paris, Gallimard, 1970, 1083-1217.

58.– CHOUARD P. et PAWLOWSKI J.– Recherche expérimentale sur les circonstances et les modalités de retour de l'état inflorescentiel vers l'état végétatif chez Salvia glutinosa L.. Soc. fr. Physiol. vég., 1967, 13, 203-213.

59.– CHOUARD P. et TRÂN THANH VÂN M.– L'induction florale et la mise à fleurs en rapport avec la méristématisation et en rapport avec la levée de la dominance apicale. In Cellular and Molecular Aspects of floral Induction, London, Longman, 1970, 449-461.

60.– CLOS D.– Deuxième fascicule d'observations tératologiques. Mém. Acad. imp. Sc. Toulouse, 1862, 6, 51-70.

61.– CODACCIONI M.– Quelques aspects morphologiques de la floraison du châtaignier. C.R. Acad. Sc., 1958, 247, 1478-1481.

62.– CODACCIONI M.– Recherches morphologiques et ontogéniques sur quelques Cupulifères. Rev. Cyt. Biol. vég., 1962, 25, 1-208.

63.– COQUEN C.– Quelques exemples de morphoses anormales obtenues expérimentalement chez Euphorbia marginata Pursh. Observations préliminaires. Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1963, 110, 31-35.

64.– COQUEN C.– Morphoses obtenues sous l'influence de différents facteurs chez trois espèces du genre Euphorbia. Contribution à l'interprétation du cyathium. Thèse Doc. Sc. nat., Nantes, 1971, 180 p.

65.– COQUEN C. et ASTIÉ M.– Quelques cas de virescence du cyathe chez l'Euphorbia Esula L. parasitée par la forme écidienne de l'Uromyces pisi (Persoon) Winter.. Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1968, 115, 92-100.

66.– CORSON G.E.– Cell division studies of the shoot apex of Datura stramonium during transition to flowering. Amer. Journ. Bot., 1969, 56, 1127-1134.

67.– COULTER J.M. and CHAMBERLAIN C.J.– Morphology of Angiosperms. New York and London, Appleton and Comp., 1903, 24-50.

68.– CUTTER E.G.– Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXXIII. The experimental induction of buds from leaf primordia in Dryopteris aristata Druce. Ann. Bot., 1956, 20, 143-165.

69.– CUTTER E.G.– Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. Bot. Rev., 1965, 31, 7-113.

70.– DEBRAUX G.– Quelques cas de tératologie florale induits expérimentalement chez le Primula obconica sous l'influence de la lumière. Coll. Soc. bot. Fr., Strasbourg, 1968 (non publié).

71.– DEBRAUX G. et ASTIÉ M.– Virescence expérimentale du cyathium chez l'Euphorbia Cyparissias L.. Observations préliminaires. Bull. Soc. bot. Fr., 1958, 105, 121-125.

72.– DEBRAUX G. et ASTIÉ M.– Influence de la photopériode sur la biologie et la morphologie des Bryophyllum (Crassulacées). C.R. Soc. Biol., 1959, 153, 2067-2069.

73.– DEBRAUX G. et ASTIÉ M.– Morphoses tératologiques obtenues expérimentalement chez diverses plantes sous l'influence de perturbations systématiques des rythmes photopériodique et thermopériodique. Photochem. Photobiol., 1966, 5, 457-460.

74.– DEBRAUX G., ASTIÉ M., SIMON L. et LECOCQ M.– Virescences florales induites expérimentalement chez diverses Dicotylédones par des perturbations de la photopériode. C.R. Congr. Soc. sav., Strasbourg, 1967, éd. 1970, 3, 211-227.

75.– DEBRAUX G. et GAVAUDAN P.– Conservation et réactions des pièces périanthaires et sexuelles de la fleur de Lilium candidum L. isolées en milieu aseptique. C.R. Acad. Sc., 1950, 230, 69-70.

76.– DEBRAUX G. et GAVAUDAN P.– Les Surfleurs. A.F. Av. Sc., Poitiers, 1954, 5, 1-6.

77.– DEBRAUX G. et GAVAUDAN P.– Les virescences florales provoquées par Tropaeolum majus L. par l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique et l'existence de sporophylles chez les Angiospermes. C.R. Acad. Sc., 1956, 243, 1906-1908.

78.– DEBRAUX G. et GAVAUDAN P.– Production de fleurs anormales chez Bryophyllum Daigremontianum Hamet et Perrier sous l'influence de la rupture du rythme photopériodique. C.R. Acad. Sc., 1957, 244, 936-938.

79.– DEBRAUX G. et SIMON L.– Influence de la lumière sur la biologie florale de l'Impatiens Balsamina L. variété Buisson fleuri. C.R. Soc. Biol., 1967, 161, 2267-2269.

80.– DEBRAUX G. et SIMON L.– Induction expérimentale de fleurs prolifères chez l'Impatiens Balsamina variété Buisson fleuri par perturbation de la photopériode. Can. Journ. Bot., 1969, 47, 1791-1802.

81.– DE CANDOLLE A.P.– Théorie élémentaire de la botanique. Paris, 2ème éd., 1819.

82.– DIOMAIUTO-BONNAND J.– Etude de quelques cymes unipares scorpioïdes anormales chez Nicotiana glutinosa L. : possibilité de passage à un état végétatif. C.R. Acad. Sc., 1962, 254, 1140-1142.

83.– DIOMAIUTO-BONNAND J.– Morphologie et ontogénie de quelques espèces de Nicotiana. Etude de l'inflorescence. Rev. Cyt. Biol. vég., 1966, 29, 1-172.

84.– DIOMAIUTO-BONNAND J.– Réversions de l'état inflorescentiel à l'état végétatif, chez le Nicotiana glutinosa L., sous l'action d'éclairements de faible intensité. C.R. Acad. Sc., 1969, 268, 51-54.

85.– DIOMAIUTO-BONNAND J.– Réversions spontanées de l'état reproducteur à l'état végétatif chez la Giroflée (Cheiranthus Cheiri L., Crucifères). C.R. Acad. Sc., 1970, 271, 45-48.

86.– DIOMAIUTO-BONNAND J.– Réversions de l'état reproducteur à l'état végétatif, chez la Giroflée (Cheiranthus Cheiri L., Crucifères), sous l'action de températures moyennes ou élevées. C.R. Acad. Sc., 1972, 274 372-375.

87.– DIOMAIUTO-BONNAND J., PHELOUZAT R. et VESCOVI P.– A propos de la floraison chez quelques Dicotylédones. Bull. Soc. bot. Fr., 1970, 117, 5-20.

88.– DUCHARTRE M.P.– Observations sur l'organogénie de la fleur et en particulier de l'ovaire chez les plantes à placenta central libre. Ann. Sc. nat., 1844, 3e S., 2, 279-297.

89.– DUCHARTRE M.P.– Note sur deux Roses prolifères. Bull. Soc. bot. Fr., 1887, 34, 46-54.

90.– DUPUY P.– Contribution à l'étude de quelques problèmes de morphologie et de tératologie expérimentales chez les Angiospermes. Thèse Doc. Sc. nat., Poitiers, 1963, 198 p.

91.– DUPUY P. et GUYOT M.– La structure de l'étamine virescente de l'Eschscholzia californica Cham. (Papavéracées, Papavéroïdées). C.R. Acad. Sc., 1965, 260, 4811-4814.

92.– EAMES A.J.– The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. Amer. Journ. Bot., 1931, 18, 147-188.

93.– EAMES A.J.– Again : "The new Morphology". New. Phytol., 1951, 50, 17-35.

94.– EICHLER A.W.– Blütendiagramme. Eppenhain, O. Koeltz, 1954, 2, 306-309.

95.– EMBERGER L.– L'origine de la fleur. Experientia, 1951, 7, 161-168.

96.– EMBERGER L.– Traité de Botanique systématique. Les Végétaux vasculaires. Paris, Masson et Cie, 1960, 2, 665-667.

97.– ENGLER A. und DIELS L. – Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, G. Borntraeger, 1936, 271.

98.– FEDER N. and O'BRIEN T.P. – Plant microtechnique : some principles and new methods. Amer. Journ. Bot., 1968, 55, 123-142.

99.– FISHER J.E. – The transformation of stamens to ovaries and of ovaries to inflorescences in Triticum aestivum L. under short-day treatment. Bot. Gaz., 1972, 133, 78-85.

100.– GARNER W.W. and ALLARD H.A. – Further studies in photoperiodism : the response of the plant to the relative length of day and night. Journ. Agr. Res., 1923, 23, 871-920.

101.– GASPAR T.– Réponses de Salvia splendens aux transferts, à des moments différents, de conditions photopériodiques inductrices de floraison vers des conditions non inductrices. Bull. Acad. roy. Belg., 1963, 49, 173-180.

102.– GAUSSEN H.– Evolution et retour aux formes ancestrales. Rev. gén. Sc., 1942, 52, 4-9.

103.– GAUTHERET R.J.– La culture des tissus végétaux ; son histoire, ses tendances. Rev. Cyt. Biol. vég., 1964, 27, 99-220.

104.– GAVAUDAN P., DUPUY P. et CAUDWELL A.– Dégradation de la sexualisation produite chez Vinca rosea L. (Apocynacées) sous l'influence d'un virus. C.R. Acad. Sc., 1966, 262, 2357-2360.

105.– GIFFORD E.M.– Developmental Studies of Vegetative and Floral Meristems. Brookhaven Symp. Biol. : Meristems and differentiation, 1963, 16, 126-137.

106.– GIFFORD E.M. and STEWART K.D.– Ultrastructure of the shoot apex of Chenopodium album and certain other seed plants. J. Cell. Biol., 1967, 33, 131-142.

107.– GODRON A.– Etudes sur les prolifications. Mém. Acad. Stanislas, Nancy, 1877, 4e S., 10, 274-342.

108.– GOEBEL K.– Blütenbildung und Sprossgestaltung (Anthokladien und Inflo-reszenzen. Zweiter Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. Jena, G. Fischer, 1931.

109.– GOEBEL K.– Organographie der Pflanzen. III. Samenpflanzen. Jena, G. Fischer, 1933.

110.– GOETHE J.W.– Versuch für Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha, 1790.

111.– GREGOIRE V.– La Morphogenèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. La cellule, 1938, 47, 287-452.

112.– GREULACH V.A.– Photoperiodic after-effects in six Composites. Bot. Gaz., 1942, 103, 698-709.

113.– GROSSIN F.– Virescence spontanée chez Dipsacus silvestris Mill. et virescence induite expérimentalement chez Zinnia elegans L.. C.R. Acad. Sc., 1956, 242, 1349-1352.

114.– GROSSIN F.– Induction expérimentale d'inflorescences tératologiques chez le Dipsacus silvestris Mill.. C.R. Acad. Sc., 1957, 244, 2088-2090.

115.– GUÉDÈS M.– La "théorie de la métamorphose" et sa place dans la morphologie moderne. Thèse Doc. Sc. nat., Poitiers, 1968, 142 p.

116.– GUÉDÈS M.– Contribution à la morphologie du phyllome. Mém. Mus. nat. Hist. nat., 1972, 21, 1-179.

117.– GUNCKEL J.E.– Modifications of plant growth and development induced by ionizing radiations. In Handbuch d. Pflanzenphysiol., Berlin, W. Ruhland, 1965, 15, 365-387.

118.– GUYOT M. et GAVAUDAN P.– Tératologie florale, virescence et réalisation sexuelle chez les Crucifères. C.R. Soc. Biol., 1961, 155, 2006-2009.

119.– HADJ-MOUSTAPHA M.– Point végétatif et point inflorescentiel chez le Cleome spinosa Jacq.. C.R. Acad. Sc., 1957, 245, 710-712.
120.– HADJ-MOUSTAPHA M.– Organogenèse de la fleur axillaire chez quelques Capparidacées. C.R. Acad. Sc., 1958, 246, 2390-2393.
121.– HAGEMANN W.– Kritische Untersuchungen über die Organisation des Sprosscheitels dikotyler Pflanzen. Oster. Bot. Zeits., 1960, 107, 366-402.
122.– HALLIER H.– L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. neerl., 1912, 3, 146-234.
123.– HARDER R.– Vegetative and reproductive development of Kalanchoë Blossfeldiana as influenced by photoperiodism. Symp. Soc. exp. Biol., 1948, 2, 117-137.
124.– HARDER R. und SPRINGORUM B.– Beobachtungen über Metaplasin - und Blühhormonwirkungen bei Rudbeckia. Biol. Zentralblatt, 1947, 66, 147-165.
125.– HAVELANGE A.– Effect of flower induction on multiplication and growth of cytoplasmic organelles in the shoot apical meristem. 7ème Cong. intern. Microscop. élect., Grenoble, 1970, 419-420.
126.– HAVELANGE A.– Changements de l'appareil vacuolaire des cellules du méristème caulinaire de Sinapis alba au cours du passage de l'état végétatif à l'état floral. C.R. Acad. Sc., 1972, 274, 2038-2040.
127.– HENFREY F.A.– Note on the morphology of the Balsaminaceae. Journ. Proceed. linn. Soc. London, 1859, 3, 159-163.
128.– HESLOP-HARRISON J.– Auxin and sexuality in Cannabis sativa. Physiol. Plant., 1956, 9, 588-597.
129.– HESLOP-HARRISON J.– Sex expression in flowering Plants. Brookhaven Symp. Biol. : Meristems and differentiation, 1963, 16, 109-125.
130.– HESLOP-HARRISON J.– The control of flower differentiation and sex expression. Coll. intern. C.N.R.S., Paris, 1963, 123, 649-664.
131.– HOOKER J.D. et THOMSON T.– Proecursores ad floram indicam. Balsamineae. Journ. Proceed. linn. Soc. London, 1859, 3, 106-156.
132.– HUTCHINSON J.– The families of flowering plants. I. Dicotyledons. London, 1926, reprint Oxford, Clarendon Press, 1959, 494-500.
133.– HUYNH K.L.– Quelques caractères cytologiques, anatomiques et embryologiques distinctifs du genre Tropaeolum et du genre Impatiens, et position taxonomique de la famille des Balsaminacées. Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. nat., 1970, 93, 165-177.
134.– JACQMARD A. and MIKSCHE J.– Cell population and quantitative changes of DNA in the shoot apex of Sinapis alba during floral induction. Bot. Gaz., 1971, 132, 364-367.
135.– JELASKA S.– Embryoid formation by fragments of cotyledons and hypocotyls in Cucurbita pepo. Planta, 1972, 103, 278-280.
136.– JUSSIEU A. de.– Genera Plantarum. Paris, Herissant et Barrois, 1789, 268-271.
137.– JUSSIEU A. de.– Cours élémentaire d'histoire naturelle. Paris, Masson, 1858, 1-560.
138.– KAZIMIERSKI T.– Transformation of ovary into leaves in tetraploïd White Clover (Trifolium repens L.) and in Swedish Clover (Trifolium hybridum L.). Bull. Acad. pol. Sc., Sér. Sc. biol., 1958, 6, 103-108.
139.– KLEBS G.– Über künstliche Metamorphosen. Abh. naturforsch. Ges. Halle, 1906, 25, 135-294.

140.– KRISHNAMOORTHY H.N. and NANDA K.K.– Floral bud Reversion in Impatiens balsamina under non-inductive Photoperiods. Planta, 1968, 80, 43-51.
141.– KUNTH C.S.– Flora berolinensis sive enumeratio plantarum circa berolinum. Berolini, Duncker et Humblot, 1838, 1, 82-84.
142.– LAIBACH F.– Über sommer - und winterannuelle Rassen von Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. Ein Beitrag zur Ätiologie der Blütenbildung. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 1951, 28, 173-210.
143.– LAM H.J.– Stachyospory and phyllospory as factors in the natural system of the Cormophyta. Svensk Bot. Tidskr., 1950, 44, 517-534.
144.– LANKESTER E.– On some vegetable monstrosities illustrating the laws of morphology. Brit. Assoc. Rep., 1848, 2, 85-86.
145.– LANCE A.– Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques. Thèse Doc. Sc. nat., Paris, 1958, 331 p. ; Ann. Sci. nat., 1957, 11e S., 18, 91-421.
146.– LANCE A.– Sur l'infrastructure des cellules apicales de Chrysanthemum segetum L. (Composées). C.R. Acad. Sc., 1957, 245, 352-355.
147.– LANCE A.– Infrastructure des cellules du méristème apical et des jeunes ébauches foliaires de Chrysanthemum segetum L. (Composées). Ann. Sc. nat. Bot., 1958, 11e S., 19, 165-202.
148.– LANCE-NOUGAREDE A.– Comparaison du fonctionnement reproducteur chez deux plantes vivaces construisant des inflorescences en grappe indéfinie sans fleur terminale, Teucrium scorodonia L. (Labiées) et Alyssum maritimum Lamk. (Crucifères). C.R. Acad. Sc., 1961, 252, 924-926.
149.– LANCE-NOUGAREDE A.– Sur l'incorporation de l'Adénine marquée au Tritium (^{3}H) dans les noyaux et le cytoplasme des cellules de deux méristèmes caulinaires : Lupinus albus (Papilionacées) et Teucrium scorodonia (Labiées). C.R. Acad. Sc., 1961, 252, 1504-1506.
150.– LANCE-NOUGAREDE A. et BRONCHART R.– Métabolisme des acides nucléiques dans le méristème apical du Perilla nankinensis au cours des diverses phases du développement. C.R. Acad. Sc., 1965, 260, 3140-3143.
151.– LANCE A. et RONDET P.– Evolution du méristème apical de Beta vulgaris L. (variété Cérès sucrière) de la germination à l'inflorescence. C.R. Acad. Sc., 1957, 245, 712-715.
152.– LANCE A. et RONDET P.– Ontogénie du méristème apical de Primula malacoïdes Franch. depuis la germination jusqu'à l'édification de l'inflorescence. C.R. Acad. Sc. 1959, 249, 745-747.
153.– LANG A.– Physiology of flower initiation. Encycl. Plant. Physiol., 1965, 15, 1380-1536.
154.– LECOCQ F.M.– Réversion de l'état floral à l'état végétatif et modifications de l'inflorescence induites chez le Begonia tuberhybrida Voss. sous l'influence de la lumière. Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1969, 209-224.
155.– LECOCQ F.M.– Le Begonia tuberhybrida Voss.. Etude morphologique et biologique. Thèse Doc. Sc. nat., Nantes, 1972, 191 p.
156.– LINDLEY J.– The vegetable Kingdom. London, Bradbury and Evans, 1847, 490-492.
157.– LINNÉ C.– Philosophia botanica. Stockholm, G. Kiesewetter, 1751, 81-83.
158.– LOISEAU J.E.– Observations et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. Ann. Sc. nat. Bot., 1959, 11e S., 20, 1-214.
159.– LOISEAU J.E.– La phyllotaxie. Paris, Masson et Cie, 1969, 1-223.
160.– MARCHAND L.– Monstruosités végétales. Adansonia, 1863-1864, 4, 150-175.

161.– MARESQUELLE H.J.– Sur la filiation des inflorescences. Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1961, 117-119.
162.– MARESQUELLE H.J.– Sur la filiation des inflorescences (second apport). In Travaux dédiés à L. Plantefol, Paris, Masson et Cie, 1965, 435-446.
163.– MARGARA J. et BOUNIOLS A.– Comparaison in vitro de l'influence du milieu liquide ou gélosé sur l'initiation florale chez Cichorium Intybus L.. C.R. Acad. Sc., 1967, 264, 1166-1168.
164.– MASTERS M.T.– Vegetable teratology. London, Ray Society, 1869, XXXVIII-534.
165.– MIEGE J. et NOZERAN R.– Formes tératologiques de Merremia angustifolia Hall. (Convolvulacée), intéressantes, en particulier, pour la compréhension de la fleur. Natur. Monspel., 1959, 11, 61-69.
166.– MIGINIAC E.– Mise à fleurs et corrélations entre organes chez Scrofularia arguta Sol.. Thèse Doct. Sc. nat., Paris, 1973, 172 p.
167.– MOELIONO B.M.– Cauline or carpellary Placentation among Dicotyledons. Assen, Van Gorgum et Comp., 1970, 1-292.
168.– MOLLENHAUER H.H.– Plastic embedding mixtures for use in electron microscopy. Stain Technol., 1964, 39, 111-114.
169.– MOLLIARD M.– Virescences et proliférations florales produites par des parasites agissant à distance. C.R. Acad. Sc., 1904, 139, 930-931.
170.– MOQUIN-TANDON A.– Eléments de tératologie végétale. Paris, P.J. Loss, 1841, 1-403.
171.– MURNEEK A.E.– Length of day temperature effects in Rudbeckia. Bot. Gaz., 1940-1941, 102, 269-279.
172.– NANDA K.K. and KRISHNAMOORTHY H.N.– Photoperiodic studies on growth and development of Impatiens balsamina L. II. Floral bud initiation, flower opening and extension growth. Planta, 1967, 72, 338-343.
173.– NANDA K.K. and KUMAR P.– Photoperiodic studies on growth and development of Impatiens balsamina L. I. Lateral bud development and its relationship with senescence. Planta, 1966, 69, 249-257.
174.– NANDA K.K. and PUROHIT A.N.– Experimental induction of apical flowering in indeterminate plant Impatiens balsamina L.. Naturwiss., 1967, 54, 230.
175.– NEWMANN I.V.– Studies in the australian Acacias. VI. The meristematic activity of the floral apex of Acacia longifolia and Acacia suaveolens as a histogenetic study of the ontogeny of the carpel. Proceed. linn. Soc. N. S. Wales, 1936, 61, 56-83.
176.– NITSCH J.P. and NITSCH C.– Haploïd Plants from Pollen Grains. Science, 1969, 163, 85-87.
177.– NITSCH J.P.– La production in vitro d'embryons haploïdes : résultats et perspectives. Coll. intern. sur les cultures de tissus de plantes, Ed. C.N.R.S., Paris, 1970, 281-294.
178.– NOUGARÈDE A.– Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. In Travaux dédiés à L. Plantefol, Paris, Masson et Cie, 1965, 171-340.
179.– NOUGARÈDE A. et BRONCHART R.– Le métabolisme des Acides nucléiques au cours des diverses phases du développement dans le méristème du Perilla nankinensis. Soc. Fr. Physiol. vég., 1965, 11, 149-154.
180.– NOUGARÈDE A., BRONCHART R., BERNIER G. et RONDET P.– Comportement du méristème apical du Perilla nankinensis (Lour.) Decne. en relation avec les conditions photopériodiques. Rev. gén. Bot., 1964, 71, 205-238.

181.– NOUGARÈDE A. et RONDET P.– Variations morphologiques et histologiques du développement de l'Alyssum maritimum Lamk. en relation avec les conditions de culture ; essai de réversion de la phase reproductrice à la phase végétative. Rev. Cyt. Biol. vég., 1962, 25, 209-240.

182.– OZENDA P.– La nature morphologique du carpelle. Rev. sc., 1946, 84, 393-404.

183.– PANKOW H.– Histogenetische Untersuchungen an der Plazenta der Primulaceen. Ber. deuts. bot. Gesellsch., 1959, 72, 111-122.

184.– PARKIN J.– A plea for a simpler gynoecium. Phytomorphol., 1955, 5, 46-57.

185.– PAYER J.B.– Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris, 1857, reprint New York, J. Cramer, 1966, 1-748.

186.– PAWLOWSKI J.– Etude de la mise à fleurs de Salvia glutinosa L. Recherches expérimentales sur les circonstances et les modalités de passage d'un développement inflorescentiel ou floral à un développement végétatif. Thèse Doct. 3ème cycle, Physiol. vég., Paris, 1967, 51 p.

187.– PETIT J.– Sur la détermination du sexe chez Cannabis sativa L. dans les conditions expérimentales du Phytotron de Liège. Bull. Soc. roy. Sc., Liège, 1952, 11, 464.

188.– PHELOUZAT R.– Ontogénie comparée d'une fleur latérale et de la fleur terminale chez l'Agrimonia eupatoria L.. C.R. Acad. Sc., 1958, 246, 2393-2396.

189.– PHELOUZAT R.– Etude morphologique et ontogénique chez le Geum urbanum. C.R. Acad. Sc., 1962, 255, 344-346.

190.– PHELOUZAT R.– Morphologie, phyllotaxie de trois Rosacées : Agrimonia eupatoria L., Poterium sanguisorba L., Geum urbanum L.. Thèse Doc. Sc. nat., in Rev. Cyt. Biol. vég., 1963, 26, 101-347.

191.– PHILIPSON W.R.– Some observations on the apical meristem of leafy and flowering shoots. Journ. linn. Soc. London, Bot., 1947, 53, 187-193.

192.– PLANTEFOL L.– La théorie des hélices foliaires multiples. Paris, Masson et Cie, 1948, 1-154.

193.– PLANTEFOL L.– L'ontogénie de la fleur. Ann. Sc. nat. Bot., 1948, 11ème S., 9, 33-186.

194.– PLANTEFOL L.– Sur deux notes relatives à l'ontogénie d'inflorescences. C.R. Acad. Sc., 1957, 245, 603-607.

195.– POPHAM R.A., JOHNSON T.J. and CHAN A.P.– Safranin and aniline blue with Delafield's hematoxyline for staining cell walls in shoot apices. Stain Techn., 1948, 23, 185-190.

196.– PRESTL C.B.– Einige Metamorphosen der Blumentheile des Sisymbrium officinale. Linnaea, 1831, 6, 599-601.

197.– PULLE A.A.– Remarks on the system of the spermatophytes. Med. Bot. Mus. Herb. Rijks-univ. Utrecht, 1937, 43, 1-17.

198.– PURI V.– Placentation in Angiosperms. Bot. Rev., 1952, 18, 603-651.

199.– RABÉCHAULT R.– Contribution à l'étude de la physiologie de la floraison du chrysanthème à l'aide de la culture in vitro de boutons floraux. Thèse Doct. 3ème cycle, Physiol. vég., Paris, 1967, 146 p.

200.– RAUH W. und REZNIK H.– Histogenetische Untersuchungen an Blüten-und Infloreszenzachsen. I. Teil die histogenesebecherformiger Blüten-und Infloreszenzachsen, sowie der Blütenachsen einiger Rosoideen. Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss. Math. Nat., 1951, 3, 139-207.

201.– REEVE R.M.– Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in Garrya elliptica Dougl.. Amer. Journ. Bot., 1943, 30, 609-619.

202.– REYNOLDS E.S.– The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell. Biol., 1963, 17, 208-212.
203.– RICHARD A.– Nouveaux éléments de botanique et de physiologie végétale. Paris, Béchet jeune, 7ème éd., 1846, VI-851.
204.– ROHWEDER O.– Anatomische und histogenetische Untersuchungen an Laubsprossen und Blüten der Commelinaceen. Bot. Jahrb., 1963, 82, 1-99.
205.– ROEPER J.– De floribus et affinitatibus Balsaminearum. Basileae, J.G. Neukirch, 1830, 70 p.
206.– ROEPER J.– Die Stellung der Frucht ist von der Stellung des vorhergehenden Organen - Kreises der Blume abhängig. Bot. Zeit., 1846, 4, 210-221.
207.– SABATINI D., BENSCH K. et BARRNETT R.– Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. Journ. Cell Biol., 1963, 17, 19-58.
208.– SACHS J.– Traité de Botanique. Paris, F. Savy, 1874, 638-649.
209.– SAINT-CÔME R.– Application des techniques histoautoradiographiques et des méthodes statistiques à l'étude du fonctionnement apical chez le Coleus blumei Benth.. Rev. gén. Bot., 1966, 73, 241-323.
210.– SAINT-HILAIRE A. de.– Mémoire sur les plantes auxquelles on attribue un placenta central libre. Paris, Bélin, 1816, II-109.
211.– SAINT-HILAIRE A. de.– Leçons de Botanique comprenant principalement la morphologie végétale. Paris, P.J. Loss, 1841, 8-930.
212.– SANKHLA N.– Reversion of floral buds of Ipomea pentaphylla to vegetative state by Gibberellin. Naturwiss., 1969, 56, 469-470.
213.– SATINA S. et BLAKESLEE A.F.– Periclinal chimeras in Datura stramonium in relation to development of leaf and flower. Amer. Journ. Bot., 1941, 28, 862-871.
214.– SAUNDERS E.– On Carpel Polymorphism. Ann. Bot., 1925, 39, 123-167.
215.– SAUNDERS E.– Illustrations of carpel Polymorphism. New Phytol., 1928, 27, 197-214.
216.– SCHAEPPI H.J.– Zur Morphologie des Gynoeceums der Phytolaccaceen. Flora, 1936, 31, 41-59.
217.– SCHLEIDEN M.J.– Principles of scientific botany. Londres, Longman, Brown, Green et Longmans, 1849, VIII-616.
218.– SCHOLZ H.– Neues zur Teratologie der Resedenblüte. Flora, 1957, 144, 467-469.
219.– SEIDLOVA F. and JURAKOVA-STICHOVA J.– The anatomy of the shoot apex of Hyoscyamus niger L. reversed from the generative to the vegetative state. Biol. Plant., 1965, 7, 376-379.
220.– SELL Y.– Etude préliminaire des rapports entre la floraison descendante et le développement végétatif. Bull. Soc. bot. Fr., 1970, 117, 25-36.
221.– SERINGE N.C. et HEYLAND L.– Notice sur une monstruosité du Diplotaxis tenuifolia et sur l'Arabis alpina. Bull. bot., 1830-1832, 112-114.
222.– SIMON-MOINET L.– Homologies foliaires et florales chez l'Impatiens Balsamina L.. Recherches préliminaires. C.R. Acad. Sc., 1965, 260, 2047-2050.
223.– SIMON L.– Structure et évolution du méristème apical de l'Impatiens Balsamina L. variété Buisson fleuri, au cours du développement. C.R. Acad. Sc., 1972, 274, 1489-1492.
224.– SIMON L. et ROUGIER M.– Ultrastructure du méristème apical de l'Impatiens Balsamina L., variété Buisson fleuri, au cours du développement. Coll. Soc. fr. Microsc. élect., Nantes, 1972, à l'impression.

225.– SKOOG F.– Growth and organ formation in tobacco tissue culture. Amer. Journ. Bot., 1944, 31, 19-24.
226.– SPROTTE K.– Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. Bot. Archiv., 1940, 40, 463-506.
227.– TAILLANDIER J.– Structure et fonctionnement du méristème terminal de l'Anagallis arvensis L. et localisation des synthèses d'ADN au cours des diverses phases du développement. C.R. Acad. Sc., 1969, 268, 676-679.
228.– THOMPSON Mac LEAN J.– Ontogeny of the Angiospermic Carpel. Nature, 1936, 127, 70.
229.– THOMPSON Mac LEAN J.– Towards a modern physiological interpretation of flowering. Proc. linn. Soc. London, 1943-1944, 156e Sess., 46-69.
230.– THOMSON B.F.– The floral morphology of the Caryophyllaceae. Amer. Journ. Bot., 1942, 29, 333-344.
231.– TRÂN THANH VÂN M.– La vernalisation du Geum urbanum L.. Etude expérimentale de la mise à fleur chez une plante vivace en rosette exigeant le froid vernalisant pour fleurir. Thèse Doc. Sc. nat., Paris, 1965, 220 p.
232.– TROLL W.– Die morphologische Natur der Karpelle. Chronica botanica, 1939, 5, 38-41.
233.– TROLL W.– Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. Abh. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. Mainz, Math-Naturw., 1950, 15, 377-414.
234.– TROLL W.– Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. II. die blühende Pflanze. Jena, G. Fischer, 1957, 2, 62-73.
235.– TROLL W.– Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Stuttgart, G. Fischer, 1964, 5-41.
236.– TUCKER S.C.– Ontogeny of the floral apex of Michelia fuscata. Amer. Journ. Bot., 1960, 47, 266-277.
237.– VAN TIEGHEM PH.– Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Mém. Acad. Sc., Paris, 1868, éd. 1875, 21, 1-261.
238.– VAUGHAN J. G.– The morphology and growth of the vegetative and reproductive apices of Arabidopsis thaliana (L.) Heynh., Capsella bursa-pastoris (L.) Medic. and Anagallis arvensis L.. Journ. linn. Soc. London, Bot., 55, 279-300.
239.– VELENOVSKY J.– Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag, Fr. Rivnac, 1910, 3, 968-980.
240.– VESCOVI P.– Recherches morphologiques et ontogéniques sur trois Papilionacées : Lathyrus aphaca L., Spartium junceum L. et Sarothamnus scoparius Koch., Rev. Cyt. Biol. vég., 1968, 31, 1-150.
241.– VIDAL L.– Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales. Thèse Doc. Sc. nat., Paris, 1900, 115 p.
242.– VUILLEMIN P.– Le placenta. Sa nature ligulaire. Bull. Soc. bot. Fr., 1915, 62, 42-49.
243.– VUILLEMIN P.– Les anomalies végétales. Leur cause biologique. Paris, Presses universitaires de France, 1926, 357 p.
244.– WARBURG O. et REICHE K.– Balsaminaceae. In Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig, W. Engelmann, 1895, 3, 383-392.
245.– WARDLAW C.W.– Generalizations on the apical meristem. Nature, 1956, 178, 1427-1429.

246.– WARDLAW C.W– The Floral Meristem as a Reaction System. Proceed. roy. Soc. Edinburgh, 1956-1957, 66, 394-408.

247.– WARDLAW C.W.– The morphogenetic rôle of apical meristems : fundamental aspects (illustrated by means of the shoot apical meristem). In Handbuch d. Pflanzenphysiol. Berlin, W. Ruhland, 1965, 15, 443-450.

248.– WARDLAW C.W. and CUTTER E.G.– Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXXI. The effect of shallow incisions on organogenesis in Dryopteris aristata Druce. Ann. Bot., 1956, 20, 39-56.

249.– WARMING E.– De l'ovule. Ann. Sc. nat., 1878, 6e S., 5, 177-266.

250.– WETTSTEIN R. von.– Handbuch der Systematischen Botanik. Leipzig und Wien, F. Deuticke, 4 te Auf., 1935, X-1152.

251.– WITSCH H. von.– Vergrünung und Verlaubung. In Handbuch d. Pflanzenphysiol., Berlin, W. Ruhland, 1965, 15, 352-364.

252.– WORSDELL W.C.– Principles of plant teratology. Londres, Ray Society, 1916, 2, 1-33.

253.– ZIMMERMANN W.– Die Phylogenie der Pflanzen. Ein überblick über Tatsachen und Probleme. Stuttgart, G. Fischer, 1959. I-777.

GLOSSAIRE

ABAXIAL : situé à l'opposé de l'axe ; face inférieure d'un organe appendiculaire.

ACTINOMORPHIE : régularisation de la fleur divisible en secteurs superposables par des plans de symétrie se coupant suivant l'axe.

ACUMINÉ : dont le sommet est terminé en pointe.

ADAXIAL : situé du côté de l'axe ; face supérieure d'un organe appendiculaire.

ANODIQUE : côté ascendant d'une hélice foliaire ; le côté opposé par lequel on descend le long de l'hélice foliaire est dit cathodique.

ANOMOMÉRIE : ensemble des changements numériques qui peuvent affecter le plan floral.

APICULE : développement insolite de l'axe floral au-dessus du réceptacle.

BOTRYTIQUE (inflorescence) : dans laquelle les axes latéraux ne sont pas ramifiés (épi, grappe, ombelle, capitule).

CONCRESCENCE : union marginale affectant une partie ou la totalité de plusieurs organes et se produisant au cours du développement.

CONNATION : fusion de 2 pièces semblables par les marges.

DICHASIUM : inflorescence composée de trois fleurs, une fleur médiane portée par un pédoncule à la base duquel sont insérés les pédoncules de 2 fleurs latérales.

DYSPÉRIODE : cycle photopériodique qui, même répété indéfiniment, ne permet pas d'aboutir à la mise à fleur.

EFFET RÉMANENT : qui subsiste après cessation de l'excitation initiale.

ENDOCARPIQUE : étymologiquement, situé à l'intérieur du fruit ; ici, utilisé au sens de GODRON : à l'intérieur de l'ovaire.

EUPÉRIODE : cycle photoinducteur unique ou renouvelé qui permet la mise à fleur.

FLORIPARE : qui engendre des pièces florales.

FONCTIONNEMENT PLASTOCHRONIQUE : marqué par une alternance de phases d'organogénèse et de restauration et entraînant une oscillation de la surface de l'apex entre une aire minimale et une aire maximale.

FRONDESCENTE (inflorescence) : dont les bractées développées ont la morphologie de feuilles végétatives.

FRONDIPARE : qui engendre des pièces végétatives.

GAMOPHYLLE : constitué de feuilles connées.

GYMNOSPERMIE : étymologiquement, semences, graines nues ; caractérise certains gynécées incomplètement clos, laissant apparaître les ovules.

HÉLICE FOLIAIRE et FLORALE : ligne qui relie idéalement les cicatrices foliaires ou florales sur l'axe.

HÉMÉROPÉRIODE : durée quotidienne d'éclairement.

HÉMÉROPÉRIODIQUE (plante) : pour laquelle l'induction florale est obtenue essentiellement si les jours sont longs.

HÉMICYCLIQUE (disposition) : dans une même fleur, les pièces sont insérées sur un ou plusieurs verticilles puis sur une hélice.

IDIOBLASTE : élément spécialisé dans une fonction particulière, s'écartant de la fonction générale que remplit le tissu environnant.

ISOSTÉMONIE : le nombre des étamines constituant l'androcée est équivalent à celui des pièces des autres cycles floraux.

NYCTIPÉRIODE : durée quotidienne d'obscurité.

NYCTIPÉRIODIQUE (plante) = scotopériodique : pour laquelle l'induction florale est obtenue essentiellement si les jours sont courts.

OBDIPLOSTÉMONIE : trouble de l'alternance régulière (diplostémonie) des cycles staminaux ; les étamines du cycle externe sont épipétales.

ORTHOSTIQUE : ligne droite parallèle à l'axe le long de laquelle sont réparties les feuilles.

PARASTIQUE : hélice secondaire observée en plus de la spirale génératrice dans certaines phyllotaxies ; le long d'une parastique sont insérées les feuilles issues du même centre organogène méristématique.

PÉLORIE : retour à la régularisation d'une fleur zygomorphe.

PHOTOINDUCTEUR : qui déclenche les réactions métaboliques de la floraison.

PHOTOPÉRIODISME : distribution relative du jour et de la nuit.

PHYLLODIE : transformation en feuilles d'organes habituellement non foliacés et notamment des pièces florales.

PHYLLOME : pièce foliacée ; les pièces florales sont des phyllomes.

PHYLLOTAXIE : disposition des feuilles sur la tige.

PHYTOCHROME : pigment photorécepteur de nature protéique existant, chez les plantes, sous 2 formes isomères interconvertibles qui permettent la perception des radiations lumineuses rouges.

PLASTOCHRONE : temps qui sépare l'initiation de 2 feuilles successives dans un méristème.

PLÉIOMÉRIE : multiplication du nombre des pièces florales.

RACÉMEUX : qui a des fleurs disposées en grappes.

RÉVERSION : retour d'un état déterminé vers un autre état ; ex : retour de l'état reproducteur à l'état végétatif.

SEGMENT FOLIAIRE : prolongement de la base des feuilles dans la tige.

STAMINODE : pièce de forme variable portant ou non des caractères sexuels mâles.

SYNANTHIE : adnation de deux ou plusieurs fleurs.

SYNCARPE (gynécée) : résultant de l'union congénitale des carpelles.

TENUINUCELLÉ : se dit de certains ovules dont le nucelle est très réduit.

VIRESCENCE : transformation des organes appendiculaires de la fleur en organes foliacés.

ZYGOMORPHIE : symétrie de la fleur par rapport à un plan qui peut être médian ou antéropostérieur, transversal ou oblique.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION 7

HISTORIQUE 11

MATERIEL ET TECHNIQUES 19

PREMIERE PARTIE . ETUDE MORPHOLOGIQUE ET ONTOGENIQUE DE L'IMPATIENS BALSAMINA L. CULTIVAR "BUISSON FLEURI" ... 23

CHAPITRE I.– POSITION SYSTEMATIQUE 25

CHAPITRE II.– ETUDE MORPHOLOGIQUE 27

1 . Appareil végétatif 27
2 . Fleurs et inflorescences .....

A/ Fleurs appartenant aux inflorescences axillaires 30
B/ Fleurs solitaires latérales 31
C/ Fleur terminale 31
a) Morphologie 31
b) Phyllotaxie 32

3 . Résumé 33

CHAPITRE III.– ONTOGENESE ET MORPHOGENESE 35

1 . Méristème apical 35

A/ Germination 35
B/ Phase végétative 37
C/ Phase reproductrice 41

2 . Bourgeons axillaires 43

A/ Aspect des méristèmes axillaires à la fin de la phase végétative 43
B/ Evolution des bourgeons axillaires durant la phase reproductrice 47
a) Bourgeons inflorescentiels axillés par les feuilles d'ordre 6 à 8 47
b) Bourgeons floraux axillés par les feuilles d'ordre 9 à 10 51

DEUXIEME PARTIE . LE GYNECEE 53

CHAPITRE IV.– CARACTERES MORPHOLOGIQUE, ONTOGENIQUE ET TERATOLOGIQUE 55

1 . Historique 55
2 . Recherches personnelles 56

A/ Morphologie 56
B/ Histologie et anatomie 57

C/ Ontogénèse 59
D/ Tératologie 68

a) Anomalies de la paroi 68
– Suture carpellaire anormale 68
– Absence de suture carpellaire 69
– Carpelles à caractères staminaux 71
– Etamines occupant l'emplacement de carpelles 72
– Pièces foliaires occupant l'emplacement de carpelles 73

b) Anomalies de la croissance apiculaire 73
– Proliférations florales 74
– Proliférations inflorescentielles 74
– Proliférations végétatives 77

TROISIEME PARTIE . PHYSIOLOGIE DE LA FLORAISON 81

CHAPITRE V.– INFLUENCE DE LA PHOTOPERIODE . VARIATIONS DE LA MORPHOGENESE 83

1 . Conditions de culture dyspériodiques 83
2 . Culture en jour court eupériodique 85

A/ Appareil reproducteur 85
B/ Phyllotaxie 86
C/ Morphologie des ovules 87
a) Ovules anormaux 87
b) Pièces périanthaires 88
c) Carpelles et gynécées surnuméraires 89
d) Bourgeons floraux 89
e) Surfleurs. Proliférations inflorescentielles 92

3 . Culture en jour long (héméropériode de 16 heures) 93
4 . Culture en jour court suivi d'un éclairement continu 93

A/ Technique 93
B/ Résultats 95
a) Fleur terminale 95
b) Fleurs latérales 100

5 . Résumé 102

CHAPITRE VI.– ETUDE EXPERIMENTALE DE LA MISE A FLEUR 105

1 . Protocole expérimental 105
2 . Résultats morphologiques 106

A/ Aspect morphologique des plantes du lot (B) cultivées 18 jours en dyspériode, puis 50 jours en photopériode inductrice de 8 heures 107
a) Morphologie 107
b) Phyllotaxie 107
B/ Résultats expérimentaux obtenus chez les lots de plantes (C) cultivées en dyspériode, puis ayant subi une à vingt-deux nuits longues inductrices de 16 heures 111

3 . Résumé 132

CHAPITRE VII.– ETUDE HISTOLOGIQUE DES MERISTEMES 135

1 . Caractéristiques morphologiques et cytohistologiques des méristèmes des plantes au moment du transfert en photopériode inductrice 135

A/ Caractères morphologiques 135
B/ Caractères cytohistologiques des méristèmes 139
a) Méristème apical 139
b) Méristèmes axillaires 139

2 . Evolution de la structure morphologique et cytohistologique des méristèmes soumis à une photopériode inductrice 141

A/ Etat méristématique des plantes ayant reçu 3 cycles photoinducteurs 141
B/ Etat méristématique des plantes ayant reçu 6 cycles photopériodiques inducteurs 145
C/ Aspect méristématique des plantes ayant reçu 8 cycles photoinducteurs 149
D/ Méristèmes ayant reçu 14 cycles photopériodiques inducteurs 149

3 . Structure cytohistologique des méristèmes mis en expérience et gradient morphologique et physiologique de floraison : discussion 149

A/ Méristème terminal / Fleur terminale 153
B/ Méristèmes axillaires m_{10}, m_{11}, m_{12} / Fleurs solitaires latérales 155
C/ Méristèmes axillaires m_7, m_8, m_9 / Inflorescences axillaires 155
D/ Méristèmes axillaires m_1 à m_6 / Tiges d'enrichissement 155
E / Evolution de l'état méristématique après transfert en photopériode inductrice 155

4 . Résumé 157

QUATRIEME PARTIE . ETUDE ULTRASTRUCTURALE 159

CHAPITRE VIII.– ULTRASTRUCTURE DU MERISTEME APICAL A DIFFERENTS STADES DU DEVELOPPEMENT 161

1 . Phase végétative 161

A/ Zone latérale 161
B/ Zone apicale axiale 162
C/ Zone médullaire 162

2 . Phase florale 162

A/ Zone latérale 162
B/ Zone apicale axiale 163
C/ Zone médullaire 163

3 . Conclusions 163

CINQUIEME PARTIE . ANALYSE DES RESULTATS 201

1 . Développement végétatif et reproducteur 203

A/ Méristèmes apicaux et axillaires 203
a) Phase végétative 203
b) Phase florale 204
B/ Inflorescence 205
C/ Morphogénèse florale 206

2 . Evolution ultrastructurale du méristème apical et processus généraux de l'activation cellulaire précédant le virage floral 208

A/ Ultrastructure du méristème apical 208
B/ Processus généraux de l'activation cellulaire 208

3 . Le gynécée 210

A/ Théories concernant la nature du gynécée 210

a) Théorie appendiculaire 210
b) Théorie mixte 210
c) Théorie acarpique 211
B/ Valeur morphologique du gynécée 211

4 . Photopériodisme et morphogénèse florale 213

A/ Etapes de la morphogénèse florale 214
B/ Réactivité méristématique 217
C/ Structure méristématique et phénomène de réversion 218
D/ Prolifération et totipotence cellulaire 223

CONCLUSIONS GENERALES 225

BIBLIOGRAPHIE 229

GLOSSAIRE 245

TABLE DES MATIERES 249

Vu

Les Membres du Jury,

P. CHOUARD

G. DEBRAUX

D. NICOLAS-PRAT

M. ASTIÉ

Vu et approuvé

Le Directeur de l'U.E.R.
des
Sciences de la Nature

Y. SAUDRAY

Vu et accordé le permis d'imprimer

NANTES, le 30 Mai 1973

Le Président de l'Université

J.P. KERNÉIS